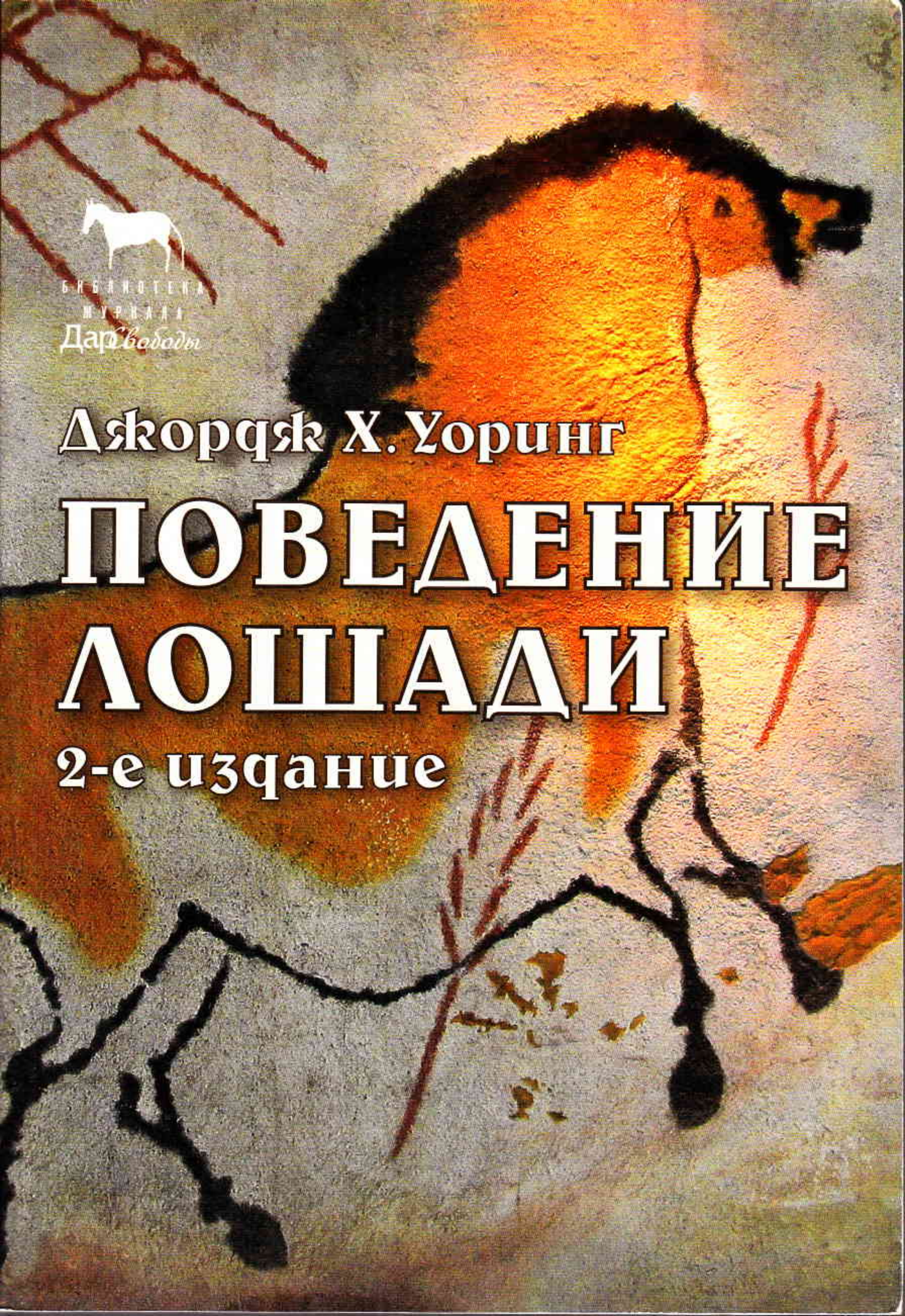

БИБЛИОТЕКА
ЖУРНАЛА
Дар Свободы
Джордж Х. Уоринг
ПОВЕДЕНИЕ
ЛОШАДИ
2-е издание

# HORSE BEHAVIOR

Second Edition

# HORSE BEHAVIOR

Second Edition

by

GEORGE H. WARING
Southern Illinois University
Carbondale, Illinois

NOYES PUBLICATIONS
WILLIAM ANDREW PUBLISHING

Norwich, New York, USA

# ПОВЕДЕНИЕ ЛОШАДИ

Второе издание

ДЖОРДЖ Х. УОРИНГ
Южно-Иллинойсский университет
Карбондэйл, Иллинойс




Санкт-Петербург
2009

ББК 46.11
88.2

У64

ISBN 978-5-98976-020-6



**Уоринг, Джордж Х.**
**Поведение лошади** / Пер. с англ. Т. Ремизовой, Ю. Халфиной. – СПб.: ООО «ИКЦ», 2009. – 458 с.
На обложке: изображение лошади в пещере Ласка (Франция) ок. 18-15 тыс. лет до н.э.

В книге раскрываются практически все аспекты сведений по поведенческой биологии и приспособлению лошадей – домашних и живущих на свободе. Представлен богатый фактический материал о происхождении лошадей, об их развитии, восприятии, обучении, играх, о социальном поведении, о манипуляциях, управляющих поведением, и о сексуальном поведении.

Много внимания уделяется вопросам разведения и содержания животных. Описаны поведенческие факторы, которые необходимо учитывать при содержании лошадей, а также сущность признаков поведения, указывающих на состояние здоровья и благополучие лошади. В тексте содержатся таблицы и около 100 рисунков и фотографий.

Для широкого круга читателей, интересующихся лошадьми.

ЗАМЕЧАНИЕ



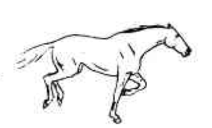
ББК 46.11
88.2

ISBN 978-5-98976-020-6



Эта книга посвящена моим родным, близким и далеким,
исследователям лошадей по всему миру,
лошадям прошлого и будущего
и Богу, благословляющему нас всех.

# Предисловие



Жаждущих знаний *энтузиастов-конников* эта книга обеспечит ссылками на научные изыскания и даст полный обзор нашего понимания поведения лошадей. В ней собраны данные исследований со всего мира. Источники цитирования помечены в тексте ссылками и указаны в библиографии. *Ветеринарам* и *студентам ветеринарных институтов* эта книга предоставит базис типичных характерных особенностей лошадей и расскажет об отклонениях от нормы, встречающихся в процессе ухода и лечения. *Иппологи* и *студенты сельскохозяйственных учебных заведений* найдут в ней этологическое руководство успешного содержания и разведения лошадей. Для *бихевиористов, биологов* и *студентов факультетов естествознания* эта книга станет введением в поведенческую биологию и приспособление этих действительно изумительных созданий – *Equus caballus*.

Книга посвящена лошадям, включая пони, как одомашненным, так и живущим на свободе. Мы не предпринимали попыток сделать обзор характерных особенностей других видов лошадиных. Технические термины, описывающие поведение, разъяснены в тексте. Для облегчения работы с книгой пользуйтесь алфавитным указателем и оглавлением. На рисунке 1.4 пояснены основные анатомические термины, которые могут потребоваться.

Хочется поблагодарить тех, кто редактировал рукопись, помогал в моих исследованиях или дал разрешение на использование иллюстраций: Ronald D.Carr, O.J. Ginther, Gertrude Hendrix, David M. Lane, Werner Leidl, Susan Marinier, Kam Matray, Eugene Morgen, Delyte W. Morris, Patricia A. Noden, B.W. Pickett, N.O.Rasbech, James R. Rooney, Peter D. Rossdale, Stephanie J. Tyler, Gail S. Van Asten и Ann-Meredith Waring.

Разрешение использовать иллюстрации любезно предоставлено: *American Journal of Veterinary Research*, США; Bailière Tindall, Англия; *Journal of Animal Science*, США; *Journal of Reproduction and Fertility*, Ан-

глия; *Modern Veterinary Practice*, США; Société de Biologie, Франция и Springer Verlag, США.

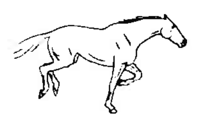
Рисунки выполнены опытной рукой Gail S. Van Asten. Фотографии предоставлены Peter D. Rossdale, Philip Malkas, Ronald R. Keiper и мной. Daniel Klem и Albert Kipa помогали переводить русские и восточно-европейские документы. Служащие Noyes, особенно Alice W. Pucknat, обеспечили мне квалифицированную и своевременную помощь; я выражаю искреннюю благодарность George Narita, который содействовал продвижению книги в самом начале, и сотрудникам William Andrew, особенно Millicent Treloar, благодаря которым стало возможно повторное издание.

Всех вышеперечисленных, а также коллег-этологов, ободрявших меня, я искренне благодарю. Выражаю также признательность моей жене Ann-Meredith; моим детям Sari, Houstoun и Heidi; внукам; моим ныне почившим родителям Houstoun и Irene за их интерес к моей работе, их преданность и опыт, который они мне передали.

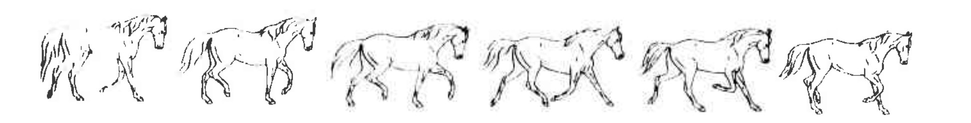
Джордж Х. Уоринг

Южно-Иллинойсский университет,
Карбондэйл
Сентябрь 2001 года

# Содержание

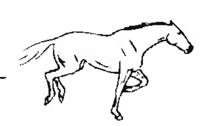


# Часть I



# Введение

# 1 Предки лошади



Лошади и их сородичи не всегда выглядели так, как мы привыкли видеть их сегодня. За миллионы лет существования появились и претерпели существенные изменения многие виды. Наибольшее разнообразие наблюдалось в Северной Америке в Третичном периоде[1]. Трансформации, которые они претерпели в этот период, носили спорадический характер и являлись, скорее всего, реакцией на перемены в окружающем мире и результатом изменений генетической структуры. Изучение предков обеспечивает основу понимания поведенческой биологии домашней лошади, которая является темой данной книги.

Являясь членом семейства лошадиных (*Equidae*), лошадь, как и ее современные сородичи, относится к роду Лошадей (*Equus*). Домашняя лошадь – *Equus Caballus*[2] по классификации Линнея 1758 года – один из сохранившихся по сей день видов рода Лошадей (*Equus*). К этому же роду относятся лошадь Пржевальского, африканский осел, азиатский осел (онагр), тибетский кулан и зебра (см. табл. 1.1).

Из всех существующих ныне видов домашняя лошадь больше всего похожа на лошадь Пржевальского. Исследования хромосом подтверждают сходство; тем не менее, имеются и отличия[3]. У домашней лошади 64 диплоидные хромосомы, а у лошади Пржевальского их 66. Несмотря на это неравенство, указывающее на то, что данные подвиды являются обособленными[4], они могут быть частью одного вида, демонстрирующего хромосомный полиморфизм, как и другие виды млекопитающих, начиная с мыши и заканчивая крупными представителями отряда парнокопытных[5] и даже азиатскими ослами[6].

Слияние двух пар хромосом лошади Пржевальского объяснило бы уменьшенное количество хромосом домашней лошади[7,8]. Скрещивание лошади Пржевальского с домашней лошадью (каждая из которых имеет основное цитогене-

---

1 MacFadden 1998.
2 Linnaeus, Carl (Carolus) 1758.
3 Ryder и др. 1978, Groves & Ryder 2000, Bowling & Ruvinsky 2000.
4 Benirschke & Malouf 1967.
5 Epstein 1971.
6 Ryder 1977.
7 Ryder и др. 1978.
8 Ryder 1994.

Таблица 1.1

**Систематика лошади и родственных видов живущих ныне представителей Equids**

Перечислены в порядке убывания количества диплоидных хромосом (указано в скобках)

| | |
|---|---|
| | Класс Млекопитающие |
| | Отряд Непарнокопытные |
| | Семейство Лошадиные (*Equidae*) |
| | Род Лошади (*Equus*) |
| | Виды и сохранившиеся подвиды |
| (66) | *Equus ferus przewalskii* (Лошадь Пржевальского) |
| (64) | *Equus Caballus* (домашняя лошадь) |
| (62-64) | *Equus africanus* (африканский осел) |
| | *Equus africanus africanus* (нубийский дикий осел) |
| | *E. africanus somaliensis* (сомалийский дикий осел) |
| (62) | *Equus asinus* (домашний осел) |
| (54-56) | *Equus hemionus* (азиатский осел, онагр) |
| | *E. hemionus hemionus* (монгольский дикий осел джигетай) |
| | *E. hemionus kulan* (туркменский дикий осел кулан) |
| | *E. hemionus onager* (персидский дикий осел онагр) |
| | *Equus khur* (индийский дикий осел) |
| (50-52) | *Equus kiang* (тибетский кулан, кианг) |
| | *E. kiang kiang* (западный кианг) |
| | *E. kiang holdereri* (восточный кианг) |
| | *E. kiang polyodon* (южный кианг) |
| (46) | *Equus grevyi* (зебра Греви) |
| (44) | *Equus quagga* (зебра квагга) |
| | *E. quagga burchelli* (зебра Бурчелли, Чепмена или Дамара) |
| | *E. quagga boehmi* (зебра Гранта) |
| | *E. quagga crawshayi* (зебра Кравшая) |
| | *E. quagga zambeziensis* (верхнезамбезийская зебра) |
| | *Equus zebra* (горная капская зебра) |
| (32) | *Equus hartmannae* (зебра Хартмана) |

(Воспроизведено согласно Groves 1974; Wichman и др. 1991; Duncan 1992a; Grubb 1993; Groves and Ryder 2000)

тическое число 92) дает помесь, способную к размножению, которая имеет набор из 65 диплоидных хромосом[9]. Исследования группы крови и сывороточного протеина также указывают на схожесть между лошадью Пржевальского и домашней лошадью[10]. К сожалению, у отдельных особей лошади Пржевальского[11] доступных для исследований, могут присутствовать некоторые гены домашней лошади, образовавшиеся в результате перекрестного скрещивания.

Лошади Пржевальского исчезли из дикой природы в середине XX века[12], однако в зоопарках популяции этого вида активно пополнялись в 1956–1990 гг., и к

[9] Short и др. 1974
[10] Podliachouk & Kaminsky 1971
[11] Dolan 1962
[12] Bouman и др. 1994



1990-м годам существовало уже 960 особей[13]. Некоторые выведенные в неволе животные использовались для возрождения диких табунов в степях Монголии[14].

Большинство видов лошадиных известны только по найденным ископаемым останкам. Описано более 30 вымерших видов. Ископаемые, начиная с залежей периода эоцена и заканчивая нашими днями, дают хорошее представление об эволюции лошадей, особенно в Северной Америке. Это развитие отнюдь не было ортогональным или прямолинейным, как мы считаем, упрощая его. Например, если посмотреть на процесс в целом, не наблюдалось постоянного увеличения размеров тела и длины конечностей, как и не было постоянной эволюции от четырехпалой к трехпалой и в итоге к однопалой конечности. У некоторых видов размеры тела и длина ног уменьшались, тогда как остальные физические параметры оставались сравнительно неизменными на протяжении долгих периодов. Варьировались тенденции. Найденные ископаемые свидетельствуют о многочисленных комбинациях. Например, некоторые изменения у одного вида приводили к появлению характеристики, которая не повторялась более ни в одной эволюционной ветви. В семействе было много ответвлений, и лишь определенные генетические линии пережили происходящие на протяжении веков изменения окружающего мира.

Когда мы задумываемся об эволюционном пути, пройденном современной домашней лошадью за 60 миллионов лет, мы находим, что этот путь шел от напоминающего собаку *Hyracotherium* (гиракотерий), у которого имелось 4 пальца на передних конечностях и 3 на задних, и до рода *Equus*, у представителей которого каждая конечность опирается лишь на один палец. Эта эволюционная история была подробно описана учеными и является базисом для настоящего обзора[15].

На рисунке 1.1 описаны признанные виды и их взаимосвязь на основании вторичных характеристик.

Наш обзор начинается с третичного периода, во времена, когда происходили сдвиги тектонических плит и ни один из континентов еще не занял современное положение. Северная Америка была отделена от Южной, но смыкалась с Европой через Гренландию и с Азией на северо-западе. Азию и Европу разделял Тургайский пролив. Разные подвиды гиракотерия были широко распространены по всему северному полушарию, где преобладал теплый, фактически тепличный климат. Судя по характеристике зубов, они объедали молодые побеги, питались листьями, в меньшей степени мягкими зернами и мелкими фруктами. Высота этих животных варьировалась от 25 до 50 см в холке. Некоторые подвиды весили в 8 раз больше взрослой особи остальных видов ги-

[13] Wolf 1991
[14] Bouman и др. 1994
[15] Simpson 1951, MacFadden (1992, 1998)

ракотериев. У них были изогнутые гибкие спины и длинные крепкие хвосты. Каждый палец оканчивался маленьким копытом. Вес тела приходился не на копыта, а на подушечки, как у собак. Задние конечности в стоячем положении были не вертикальными, как у современных лошадей. Нижняя часть ног в позе отдыха находилась под углом к земле, а не вертикально, как у современных лошадей (см. рис. 1.2)[16]. Строение конечностей и гибкая спина указывают на то, что изменения в двигательной структуре окончательно произошли между

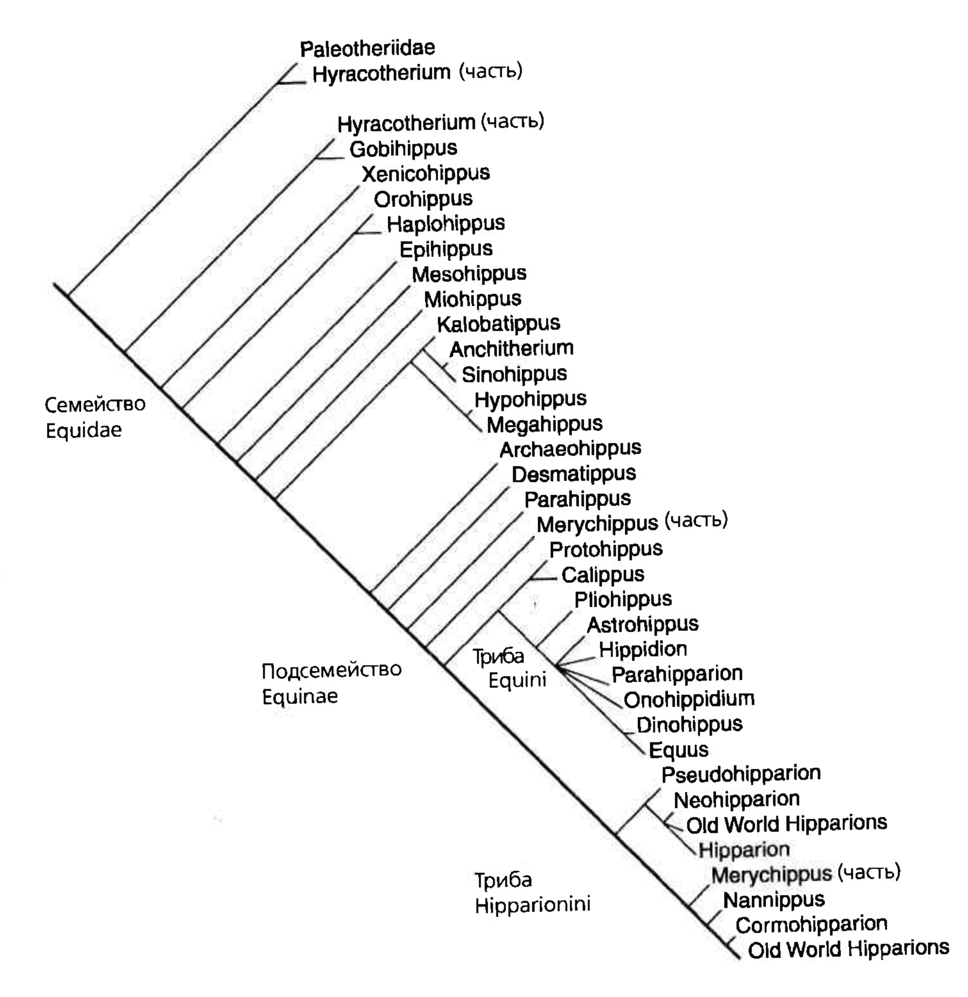



**Рис. 1.1.** Диаграмма эволюционного дерева семейства Equidae, включающая все описанные виды. (MacFadden 1992)

[16] Sondaar 1968, 1969



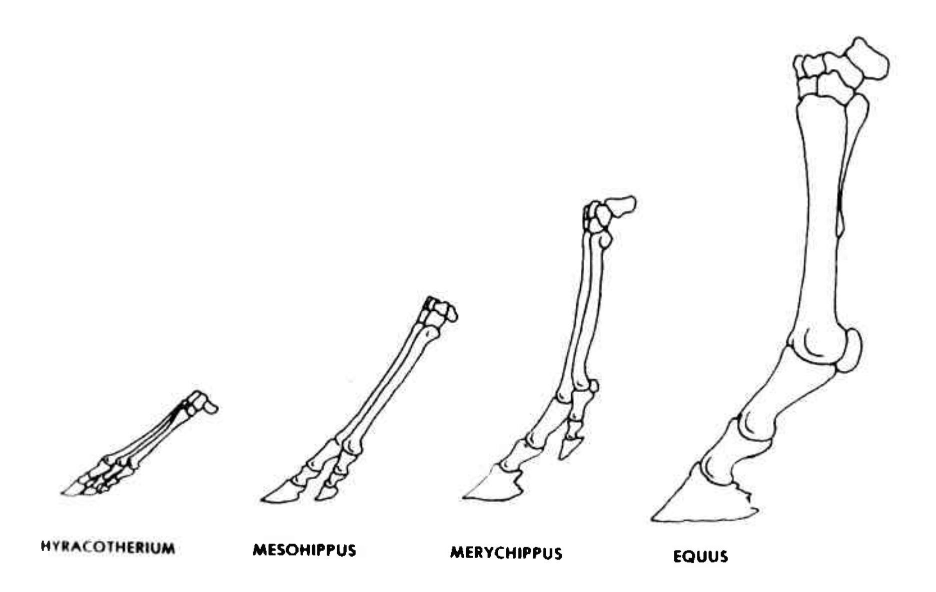



**Рис. 1.2.** Эволюция конечности лошади.
Боковой вид передней конечности в положении отдыха. Приведено в масштабе.
(Simpson 1951 & Sondaar 1969)

этой древней формой и современной лошадью. Конечности гиракотерия говорят о том, что он был хорошим бегуном[17].

В карьере Кастилло Покет на юге Колорадо были найдены ископаемые останки эоценского периода, представляющие собой образцы двух симпатрических подвидов гиракотериев. Больший подвид *H. tapirinum* был более распространен; на 1,5 мужских особи приходилось 2 женские, из чего следует предположить, что у самцов были небольшие гаремы (основываясь на исследовании 24 особей). По размеру самки были меньше самцов. У самцов размеры клыков на 40% превышали клыки самок, вероятно, они вступали во внутривидовые поединки. Эти животные жили в лесистой местности и питались травянистыми двудольными растениями[18].

Череп гиракотерия лишь незначительно соразмерялся с черепом лошади. У него был маленький и примитивный мозг, свойственный низшим млекопитающим. Зубов было 44. Намечалась тенденция к использованию фронтальных зубов для захвата пищи и ее пережевыванию отделенными от них задними зубами. Мускулатура челюсти свидетельствовала о боковом жевательном движении, характерном для травоядных[19]. Современная система манипулирования пищей с помощью языка, возможно, тоже появилась у гиракотерия.

[17] Radinsky 1966
[18] MacFadden 1992
[19] Radinsky 1966

В раннем эоцене у лошадиных, подобных гиракотерию, премоляры отличались от моляров, бороздки на коренных зубах были еще не развиты. В среднем эоцене климат начал изменяться. В высоких широтах стало прохладно и сухо. Перемычка между Гренландией и Норвегией исчезла, как впоследствии исчезнет и Тургайский пролив. Лошадиные среднего эоцена – орогиппусы, и позднего эоцена – эпигиппусы сохранили низкую коронку, характерную для гиракотерия, но имели более сходные с молярами премоляры (начался процесс моляризации), на коренных зубах появилась бороздка (лофодонтные зубы). У этих более поздних предков лошадиных зубы были лучше приспособлены для поедания побегов. Расположение зубов стало более характерным для травоядных.

Вид мезогиппус включал в себя наиболее ранних лошадиных, которые имели на передней конечности только три пальца. Этот вид, вероятно, был похож на маленькую лошадь. Мезогиппусы бродили по Северной Америке в раннем и среднем олигоцене. Их морда была похожа на лошадиную, но глаза еще не ушли так далеко назад, как у современной лошади. Черепная коробка увеличилась, судя по окаменелостям, мозг имел сравнительно большие церебральные полушария, на поверхности которых появились извилины. В целом мозг мезогиппуса был похож на мозг современных копытных. Развитие умственных способностей лошадиных началось во время перехода от эоцена к олигоцену, а не с момента происхождения семейства. Мозг мезогиппуса был, безусловно, гораздо примитивнее мозга современных лошадей.

Зубы мезогиппуса все еще имели низкую коронку и подходили для того, чтобы объедать побеги, а не пастись. Со второго по четвертый премоляры были очень похожи на моляры, таким образом, коренные зубы предназначались для измельчения и перемалывания пищи.

У мезогиппуса были длинные и стройные конечности. На каждой ноге имелось три функционирующих пальца. Между ними и позади них была подушечка, на которую приходился основной вес тела. Остальная часть пясти располагалась под углом 50 градусов относительно земли (см. рис. 1.2), в отличие от более поздних видов, конечности которых стояли вертикально[20].

Строение конечностей миогиппуса, появившегося в среднем и позднем олигоцене, было схожим с таковым у мезогиппуса. Но у него метатарзальные (плюсневые) кости третьего и среднего пальцев вступали в контакт не только с таранной, но и с кубовидной костью, благодаря чему достигалась большая устойчивость скакательного сустава. Трехпалая конечность этого животного была приспособлена к мягкой почве лесов и берегов рек, где миогиппусы поедали листья и ветки деревьев и кустарников. Мускулатура и движения конечностей позволяли им сжимать пальцы, облегчая подъем ноги из вязкого или песчаного грунта.

[20] Sondaar 1969



Миогиппусы существовали вплоть до раннего миоцена. Судя по окаменелостям, этот вид эволюционировал и разбился на несколько групп (см. рис. 1.3). Большинство из них составляли трехпалые животные, питающиеся побегами растений. Некоторые эмигрировали из Северной Америки в Старый Свет (где к тому времени уже вымерли потомки примитивного гиракотерия). Эта линия животных, питающихся побегами (*Kalobatippus*, *Anchiterium*, *Sinohippus* и *Hypohippus*), исчезла в позднем миоцене.

Одна линия миогиппусов продолжала существовать в Северной Америке. Некоторые из этих животных начали есть траву, и их зубы и пищеварительная система продолжали изменяться, приспосабливаясь к потреблению грубых кормов, богатых клетчаткой. В сухом и прохладном климате трава сменила тропическую влаголюбивую растительность. По сравнению с диетой, состоящей из побегов кустов и деревьев, в траве содержится больше абразивных волокон. Тем не менее миогиппусы использовали различные особенности этого нового источника пищи; к тому же 20 миллионов лет назад прокатилась взрывная волна адаптивной радиации. Ископаемые останки свидетельствуют о постепенных изменениях, приведших от парагиппуса в раннем миоцене к мерикгиппусу в среднем и позднем миоцене. Продолжительность жизни *Parahippus leonensis* можно оценить как 9 лет, тогда как гиракотерии жили 4 года.

Среди изменений в расположении зубов нужно отметить усложнение измельчающей поверхности, появление похожей на кость цементирующей субстанции поверх эмали и увеличение высоты коронки (гипсодонтия). Это привело к тому, что коренные зубы лучше приспособились к перемалыванию пищи путем боковых движений нижней челюсти относительно верхней, зубы стали прочнее и меньше стачивались.

Данные животные адаптировались к потреблению грубой пищи, богатой клетчаткой и бедной протеином. Их пищеварение стало слепокишечным (цекальным), а не жвачным, увеличилось всасывание и время прохождения пищи по пищеварительному тракту[21]. Но вариации продолжали существовать. С помощью углеродистых изотопов сравнили зубы шести симпатрических подвидов лошадиных периода позднего миоцена из Флориды[22]. Все шесть подвидов имели зубы с высокими коронками и традиционно считались травоядными. Исследования показали, что не все они питались травой (т.е. имели $C_4$ метаболический путь), у некоторых был смешанный рацион, другие же потребляли исключительно побеги растений (т.е. $C_3$ метаболический путь).

В миоцене произошли и другие морфологические изменения, хотя и не так быстро, как в случае с зубами. Черепная коробка стала более похожа на череп современной лошади, так же как и мозг. Глаза сдвинулись назад, поскольку

[21] Janis 1976
[22] MacFadden 1999

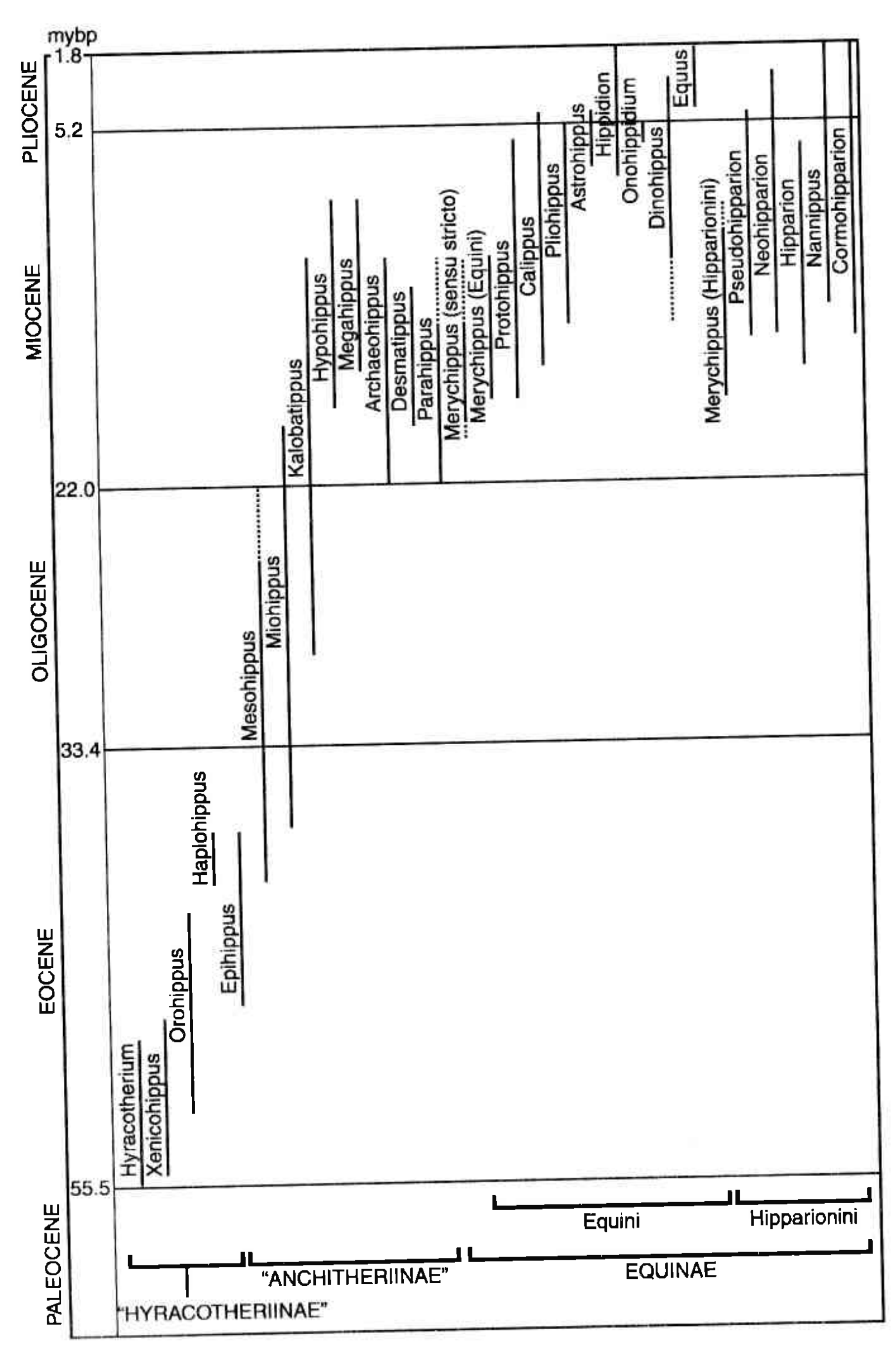



**Рис. 1.3.** Временной обзор североамериканских лошадиных третичного периода. (MacFadden 1998)



морда вытянулась[23]. У разных видов произошли различные изменения пропорций тела и конечностей; некоторые стали крепкими и коренастыми, другие стройными и легкими. Локтевая кость мерикгиппуса срослась с лучевой и стала статичной, не двигаясь более как отдельный элемент. В тазовой конечности малая берцовая кость утратила большую часть диафиза и сократилась до шиловидной кости, которую мы можем видеть у современных лошадей (см. рис. 1.4). Подобные изменения еще более ограничили вращение в нижнем отделе конечностей. Конечности приспособились для скачкообразного перемещения и движений только в продольной плоскости. Они утратили маневренность, необходимую для удерживания объектов и манипуляций с ними; лишь путовый сустав сохранил большую гибкость[24]. У прогрессивных форм боковые пальцы укоротились, и исчезла примитивная подушечка, которая была у их предков. Теперь весь вес приходился на средний палец, на конце которого появилось большое выгнутое копыто.

Мерикгиппус также видоизменялся, появилось большое количество вариаций. Размер тела, длина бокового пальца, расположение зубов – все это различалось. Способом питания преимущественно стала пастьба. Последние исследования разделили все эти формы на два монофилетических таксона, назвав их трибами *Equini* и *Hipparionini* (см. рис. 1.1 и 1.3). В последнем случае часть этих видов эмигрировала из Северной Америки в Старый Свет. Главный североамериканский таксон в трибе *Hipparionini* включал *Pseudohipparion*, *Neohipparion*, *Hipparion*, *Nannippus* и *Cormohipparion*. *Equini* включали в себя *Merichippus* плюс *Protohippus*, *Calippus*, *Pliohippus*, *Astrohippus*, *Hippidon*, *Onohippidium*, *Dinohippus* и *Equus*. Протогиппусы жили 12–15 лет, дольше, чем мерикгиппусы, но меньше, чем *Equus* (20 лет в естественных условиях). Социальные отношения и сезонное размножение были, вероятно, широко распространены.

Ученые пришли к единодушному мнению, что *Equini* является ближайшей родственной формой *Equus* (монофилетический таксон объединен как минимум шестью характерными состояниями, включая дорсальную предглазничную ямку, расположение зубов и характеристики конечностей), но продолжаются споры относительно того, кто был прямым предком *Equus*. Единственной особенностью, не обнаруженной у современных лошадиных, была тенденция плиогиппуса к образованию глубоких карманов на передней поверхности черепа и во впадинах под глазами. Это лицевое углубление, очевидно, служило местом прикрепления носовых и ротовых мускулов. На основании наличия у плиогиппуса комплекса лицевых впадин и отсутствия таковых у *Equus* было сделано предположение[25], что линия предков *Equus* не связана с *Pliohippus*.

[23] Radinsky 1983
[24] Sondaar 1968
[25] MacFadden 1998

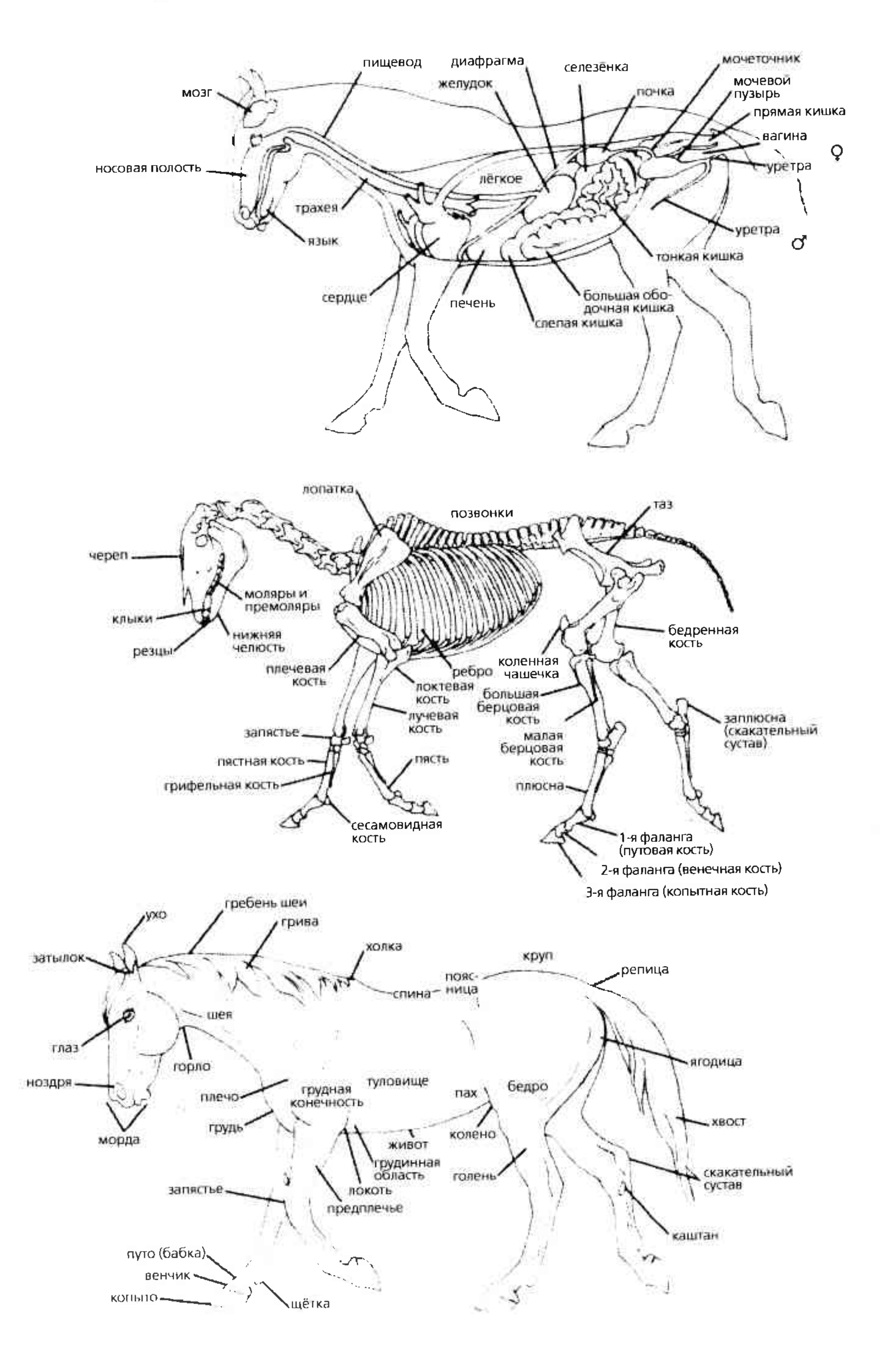



**Рис. 1.4.** Внешние и внутренние морфологические характеристики лошади.



Теперь, благодаря отсутствию лицевых ямок и определенным дентальным характеристикам, *Dinohippus* рассматривается в качестве родственного таксона *Equus*; он был широко распространен в позднем миоцене и раннем плиоцене. В плиоцене, вскоре после формирования Панамского моста, некоторые лошадиные мигрировали из Северной Америки в Южную.

Примитивным таксоном среди *Equini* была трехпалость, несмотря на то, что *Pliohippus*, *Astrohippus* и *Dinohippus* были однопалыми. У однопалых форм сохранились только внутренние следы боковых пальцев в виде длинных грифельных костей по обе стороны от пястных костей. Таким образом, в эпоху миоцена некоторые лошадиные имели один палец. Они могли быстро и долго бежать. На основании анализа митохондриальной ДНК были получены данные, позволяющие предположить, что прямая линия общих предков существующих ныне *Equus* берет начало 3,9 миллиона лет назад и что это видообразование привело к появлению живущих ныне линий в течение последующего полумиллиона лет[26].

Образцы окаменелостей рода *Equus*, датируемые плиоценом и поздним плейстоценом, широко распространены в Северной Америке. Несмотря на то что на основании ископаемого материала описано много видов, возможно, эти формы являются синонимами *E. simplicidens*, *E. scotti*, *E. Francisi*, *E. alaskae* и *E. laurentius*. Со временем произошло дальнейшее удлинение щечных зубов, они стали более прямыми и сложными по структуре. Вскоре после того как в Северной Америке возникли и оставались на примитивном уровне ранние формы, *Equus* через Берингов перешеек распространились по Старому Свету. Затем последовала миграция через Панамский мост в Южную Америку. Таким образом, за период от 1 до 1,5 миллиона лет *Equus* населили все континенты и биогеографические регионы, за исключением Антарктики и Австралии.

Приблизительно через 4 миллиона лет после первого появления члены семейства *Equus* эмигрировали в разных направлениях и в разное время. Каждая из многочисленных разновидностей имела особую форму и свои повадки. Повсюду в Северной и Южной Америке, Европе, Азии и Африке в изобилии встречаются ископаемые останки *Equus*, датируемые периодом плейстоцена. В обеих Америках дикие лошади пережили ледниковый период и были распространены вплоть до переселения первых индейцев, но затем приблизительно 10000 лет назад на обоих континентах табуны исчезли – возможно, непосредственно или косвенно в результате человеческой охоты. Таким образом, на протяжении нескольких тысячелетий в западном полушарии не было лошадиных. Они появились вновь, когда испанские исследователи высадились в 16 веке в Америке и привезли первых домашних лошадей (*E. caballus*).

[26] George & Ryder 1986

В Азии, Европе и Африке виды *Equus* выжили и многосторонне развились. Но в предшествующих столетиях ряд выживших видов исчез. Окончательное представление недавнего прогресса в эволюции лошадиных на основании только ископаемых не совсем точно. Молекулярные методы дают определенные ключи, например, последующее видообразование трех линий – зебр, ослов и лошадей (caballine horse)[26].

В позднем плейстоцене до начала одомашнивания, вне сомнения, произошла длительная изоляция популяций лошадиных, которая привела к формированию существующих ныне видов. Современная лошадь обитала в долинах Евразии к северу от главных горных хребтов. *E. hemionus* (хур, кулан или кианг) занял засушливые области Азии от Гоби до Сирии и северо-запада Индии. Ареал обитания ослов вначале охватывал северную Африку[27]. Поскольку каждый из видов продолжал формировать особые характеристики независимо друг от друга, отличия стали возникать как между подвидами, так и между группами, живущих в разных географических местах (см. табл. 1.1). Эти географические расы, несомненно, существуют у киангов и куланов, у которых признано несколько живущих ныне подвидов. Горная зебра представлена двумя видами; зебра равнин – двумя современными подвидами; у африканского осла в диких условиях существуют 2 расы. Дошедшие до наших дней современные лошади ныне сократились до двух видов – домашней лошади и лошади Пржевальского.

Некоторые исследователи полагают, что домашние лошади произошли более чем от одного дикого рода. Их цель – объяснить разницу между конформацией лошадей, изображенных в наскальной живописи, в виде древних статуэток, и современных животных, равно как и различия между современными видами, в частности по размерам тела, темпераменту и прочим характеристикам. Например, была выдвинута концепция[28] разнородных источников происхождения домашней лошади от нескольких отдельных примитивных типов, существовавших в плейстоцене. В подобных работах часто не учитываются хронологический промежуток, цитогенетические результаты и альтернативные версии, основанные на селективном размножении.Однако версия о разнородном источнике происхождения домашней лошади – идея, не лишенная оснований. Всесторонние исследования митохондриальной ДНК современных и ископаемых лошадей[29] показали, что современные животные имеют почти столько же генетических вариаций, сколько и древние. Этот факт исключает возможность того, что лошади были одомашнены в одном месте и распространились оттуда. Если бы было одомашнено ограниченное число предков, митохондриальная ДНК всех современных лошадей выглядела бы одинаково. Большое разнообразие при-

[27] Zeuner 1963
[28] Speed and Etherington (1952a, 1952b, 1953), Ebhardt (1954, 1957, 1962), Skorkowski (1956, 1971)
[29] Vila и др. 2001



знаков, наследующихся по материнской линии, наблюдаемое у современных животных, подразумевает, что дикие формы произошли из многочисленных популяций, которые были предками домашней лошади. Концепция и техника использования лошадей, вероятно, сформировались в одном месте, однако вскоре технологии (но не определенные животные) распространились повсеместно. Методы поимки, приручения и воспитания лошадей практиковались по отношению к диким животным каждой культурой в своем географическом районе. Затем последовало размножение пойманных лошадей. Таким образом, популяция современных домашних лошадей является результатом скрещивания множества линий диких лошадей из разных мест обитания.

Данные, начиная с палеолита и заканчивая современностью, наводят на мысль, что лошади разных типов были широко разбросаны по засушливым и плодородным степям, лесам и тундре Евразии. Вероятно, эти табуны принадлежали к одному виду[30] и потенциально могли свободно скрещиваться вплоть до начала вмешательства человеческой деятельности. Чтобы подсчитать очевидный разброс и смешение, часто отмечающиеся у лошадей такого типа, было предположено, что эти популяции не только были географическими подвидами сами по себе, жившими в различной местности, но они также представляют собой экотипы, предпочитающие те или иные условия обитания[31]. Так, каждая вариация имела тенденцию занимать предпочитаемый участок (т.е. травяные пастбища, лессовые степи, тундру или лес) по всей Евразии.

Помимо географической и экологической репродуктивной изоляции, социальное поведение тоже могло разделять популяции и быть причиной формирования и сохранения у них обособленных характеристик. Например, если плодовитые косячные жеребцы предпочитали кобыл какой-то одной масти, возрастала частота наследования конкретного гена следующими поколениями.

Взаимозависимость и плейотропизм (один ген отвечает за наследование более чем одного признака) тоже могли влиять на генетические характеристики. Отмечалось, что лошади, живущие на свободе, имели тенденцию к предпочтению определенной масти[32]. Некоторые жеребцы обращали внимание только на мышастых кобыл своей родовой группы и не замечали гнедых и рыжих. Если их отпрыски имели те же предпочтения (сформированные, например, за счет наблюдения) и высокий репродуктивный статус, в табуне мог сформироваться определенный набор преобладающих характеристик; в других табунах появлялись свои отличительные особенности. Эта разница подобна той, что наблюдается согласно палеонтологическим и археологическим отчетам по Евразии, где различия существовали без географической изоляции за счет физиографических барьеров. Социальные предпочтения, социальная привязанность и про-

[30] Nobis 1971
[31] Zeuner 1963
[32] Feist 1971

чие поведенческие особенности членов табуна могли создавать смесь различных характеристик популяции по мере распространения вида.

Рассматривая развитие отдельных генотипических и фенотипических характеристик, надо учитывать репродуктивную изоляцию. Разновидности пережили оледенение, и на заре одомашнивания были представлены следующими видами[33]: (а) лошадь Пржевальского, (б) тарпан и (в) лесная лошадь. Они были названы соответственно: *Equus ferus Przewalskii*, *E. f. ferus* и *E. f. silvestris*[34].

Обозревая и суммируя процесс одомашнивания, ученые пришли к заключению, что пастбищные трибы монгольских степей и плоскогорий, вероятно, не были первыми одомашненными лошадьми. Возможно, первые домашние лошади появились в начале 3 тысячелетия до н.э. у оседлых земледельческих поселений в западной части пастбищной зоны Европейской равнины, таких как Триполье в долинах к северу от Черного моря. Южнее и в средиземноморских районах диких лошадей не было, однако в Триполье и на Кавказе существовали табуны. Эти лошади были достаточно грубого типа, более характерного для лошади Пржевальского[35]. Ученые пришли к заключению, что это все-таки были не лошади Пржевальского, а животные, обитающие на безлюдных равнинах от юга России и Украины до Туркестана[36].

Было сделано предположение, что между северо-восточной зоной обитания лошадей Пржевальского и западным районом, где жили тарпаны, протекала Волга[37]. Если это так, то ближайшими к Триполью лошадьми были тарпаны. Более того, участок обитания лесных лошадей лежал на севере и западнее Пинских болот (Припятское полесье), к северу от Киева, что было тоже недалеко от поселений Триполья. Таким образом, остаются противоречия во мнениях – какой же вид был одомашнен первым; это сложный и пока нерешенный вопрос.

Люди долгое время использовали лошадей в пищу, в результате табуны постепенно уменьшались, но в этот период происходило и кое-что еще. Археологические раскопки в области Дереивка в Украине[38] и в Ботае на севере Казахстана[39] показали, что останки лошадей стали значительно более распространенными. Большинство лошадей в Дереивке было убито из засады или в результате преследования. В Ботаи во время охоты их чаще окружали. В ходе исследований, проведенных в Дереивке, на западном берегу Днепра в 250 км южнее Киева, обнаружили, что взаимосвязь между лошадью и всадником зародилась в Медном веке около 6000 лет назад. Эта местность располагалась между лесными степями на севере и настоящими степями на юге. В Дереивке найдены свидетельства того, что в культуре Среднего Стога возросло потребление конины, и у людей

[33] Zeuner 1963, Heptner и др. 1966
[34] Groves 1974
[35] Epstein 1971, Brentjes 1972
[36] Clutton-Brock (1992, 1999)
[37] Heptner 1966
[38] Antony и др. 1991
[39] Levine 1999



был широкий доступ к диким или одомашненным и выращенным лошадям, которых использовали в пищу. Вероятно, тогда начали ездить верхом. На месте раскопок были найдены кусочки просверленного оленьего рога, которые могли быть частью удил. Более того, был обнаружен череп жеребца 7 или 8 лет, у которого нижние премоляры были повреждены, вероятно, трензелем[40]. Согласно исследованиям, распространение такой технологии обращения с домашними лошадьми (включая езду верхом) сначала шло на восток, затем на запад (между 3500 и 3000 до н.э.) и наконец на юг. Когда лошади появились на Среднем востоке (между 2200 и 2000 до н.э.), они стали выполнять функцию ослов и гибридов онагра – использоваться в качестве животных, запряженных в военные повозки. Размер и резвость выдвинули лошадей на первый план.

Знания об одомашнивании и использовании лошадей быстро распространились по Азии и Европе, особенно с изобретением в начале второго тысячелетия до н.э. легких боевых колесниц с колесами, снабженными спицами. Одновременно с распространением и диверсификацией использования лошадей происходило их селективное разведение, в том числе кроссбридинг с ослами и онаграми[41].

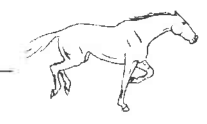
В конце концов дикие разновидности, за исключением остатка небольших табунов в недоступных или бесплодных районах, превратились в одомашненное поголовье[42]. Более того, со временем количество диких и пастбищных лошадей систематически сокращалось, или они уничтожались из-за того, что поедали урожай и пытались крыть одомашненных кобыл.

Характерные черты домашних табунов изменялись по мере того, как одна культура сменяла другую и росла потребность в лошадях, например, когда появились тяжеловооруженные всадники. Произошло селективное разведение. Оно отразилось на размерах тела, форме головы, масти, темпераменте и прочих характеристиках, являющихся характерным признаком как древних, так и современных домашних лошадей. Разновидности, их использование и историческая основа обеспечивают нас обширным материалом для изучения[43].

Домашние лошади по конформации и масти сегодня лишь отдаленно напоминают своих диких предков; тем не менее, у них много общих характерных черт. Одомашнивание мало затронуло основные поведенческие и физиологические параметры; домашние лошади легко могут приспособиться к дикому существованию. Пастбищные табуны демонстрируют живучесть, которая характерна для животных, которые никогда не подвергались одомашниванию. Уход и обращение могут подавить определенные поведенческие тенденции, но потенциал остается. В последующих главах поведенческим особенностям лошадей, живущих в свободных условиях, будет придаваться особое значение как характеристикам вида.

[40] Antony & Brown 1991
[41] Brentjes (1969;1972), ср. Clutton-Brock 1992
[42] Epstein 1971
[43] Pruski 1963, Schäfer 1971, Kaminski & Duncan 1981

# 2 Чувственное восприятие и ориентация



Хорошо известно, что у лошадей чувственное восприятие крайне острое. Лошади всегда чутко ощущают изменения, происходящие вокруг, и используют свою способность внимательно воспринимать окружающий мир для выживания. Именно путем чувственного восприятия лошадь оценивает состояние окружающей среды, свое собственное положение и происходящие изменения. В этот процесс вовлечены глаза, уши и нос, а также скрытые подкожные рецепторы. Чувственное восприятие помогает лошади находить стабильное положение, передвигаться, ориентироваться, перемещаться в пространстве в поисках корма, избегать неприятностей, возвращаться к источникам воды и пищи.

## Зрение

Вне сомнения, главную роль в чувственном восприятии лошади играет зрение.

Для правильного понимания сенсорной системы лошади нужно рассматривать зрение в экологическом, морфологическом и физиологическом контексте. Для начала подумаем о том, зачем лошади зрение. Лошадь, как и ее недавние предки, является пастбищным животным. С воздуха ей практически никто не угрожает. Хищники, которых она может опасаться, передвигаются по земле, так же как ее социальные партнеры. Источник пищи лошади тоже находится на земле. Поэтому не стоит удивляться тому, что ее зрение не только адаптировано к восприятию широкой панорамы горизонта, но и направлено вперед, куда она ступает, где может находиться пища или препятствие для движения. Зрение лошади направлено не вверх, а вниз, к земле. В естественных условиях оно обладает ценным свойством – лошадь хорошо видит как при ярком свете, так и в темноте.

Глаза лошади расположены по бокам головы ближе к основанию черепа. Они двигаются синхронно благодаря 7 мускулам, прикрепленным к глазному яблоку. Глаза могут подниматься, наклоняться и поворачиваться за счет движений шеи и головы. В состоянии покоя оптическая ось каждого глаза отклоняется под углом 40° от срединной линии (продольная ось тела) и примерно на 20° ниже горизонтали[1].



Морфология глаза лошади необычна не только по размерам, но и по форме (см. рис. 2.1, *а*). Глаз лошади – один из самых больших по размеру среди существующих животных. Его сетчатка асимметрична и имеет тенденцию сближаться с хрусталиком под оптической осью (особенно там, но не только в этом месте)[2]. В 1818 году Шёммерринг первым проиллюстрировал этот феномен и заметил, что расстояние между роговицей и сетчаткой у лошадей (38 мм) превосходит аналогичное расстояние у других животных. Он обнаружил, что помимо обширного внутреннего пространства глаз лошади отличается такой особенностью, как большая длина окружности сетчатки. У лошадей она превышает аналогичные параметры гренландского кита, который значительно превосходит лошадь по размеру[3].

Такая огромная сетчатка позволяет лошади иметь широкое периферийное зрение. Перцепционное поле зрения лошади требует современных исследований и тестирования. Были получены данные, согласно которым каждый глаз имеет горизонтальное поле зрения до 215° (среднее значение 190–195°). Поля зрения обоих глаз перекрывают друг друга, что позволяет лошади иметь бинокулярную зону 60–70° непосредственно перед собой[4]. Это бинокулярное поле зрения распространяется вниз вдоль срединной сагитальной плоскости (см. рис. 2.1, *б*), что дает лошади возможность видеть землю перед собой обоими глазами (см. рис. 2.2).

Лошадь может переориентировать бинокулярную зону, подняв, повернув и вытянув голову. Область зрения каждого глаза, относящаяся к сетчатке, в вертикальном сечении составляет 178°[1]. Слепая зона (см. рис. 2.1, *б*) начинается прямо у передних ног и распространяется назад вдоль тела лошади. Подчеркивается, что лошадь «в поводу» с согнутой шеей и носом, обращенным почти вертикально к земле, не видит прямо перед собой[5]. В направлении назад лошадь видит параллельно оси своего тела, узкая слепая зона расположена сразу позади животного (см. рис. 2.1, *в*). Небольшой поворот головы или шеи позволяет лошади увидеть практически любой участок вокруг себя. При ярком освещении диаметр зрачка сужается и приобретает вытянутую горизонтально форму. Такая форма сужения сокращает количество света, попадающего на сетчатку, но не уменьшает поле зрения в горизонтальной плоскости.

Гистологические исследования показали, что сетчатка представляет собой комплекс, состоящий из множества микроскопических слоев[6]. Среди нервных клеток присутствуют рецепторы в виде палочек и колбочек, а также ганглиоз-

[1] Hughes 1977
[2] Nicolas 1930; Sivak & Allen 1975
[3] Andersen & Munk 1971
[4] Duke-Elder 1958
[5] Harman и др. 1999
[6] Wouters & De Moor 1979

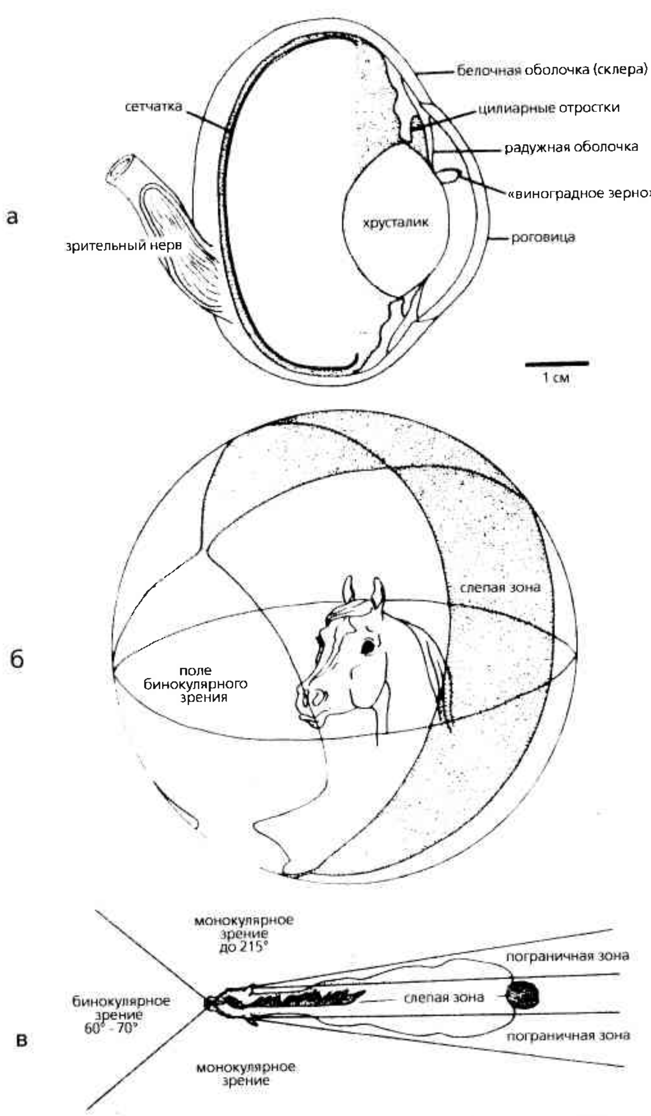



**Рис. 2.1.** Зрение лошади: (а) асимметричный глаз (по Шёммеррингу 1818); (б) поле зрения, определенное с помощью офтальмоскопа; (в) панорамное поле зрения. (Waring и др. 1975)

ные клетки. Несмотря на то что на сетчатке лошади нет желтого пятна (macula) с ямкой (fovea), на ней есть одна или, возможно, две зоны острого восприятия.

Еще не до конца подтверждено наличие центральной области (area retinae или area centralis), – зоны острого восприятия диаметром 2–5 мм, которую можно сопоставить с желтым пятном человеческого глаза. Предполагают, что она расположена в 15 мм выше и несколько латерально от места присоединения к



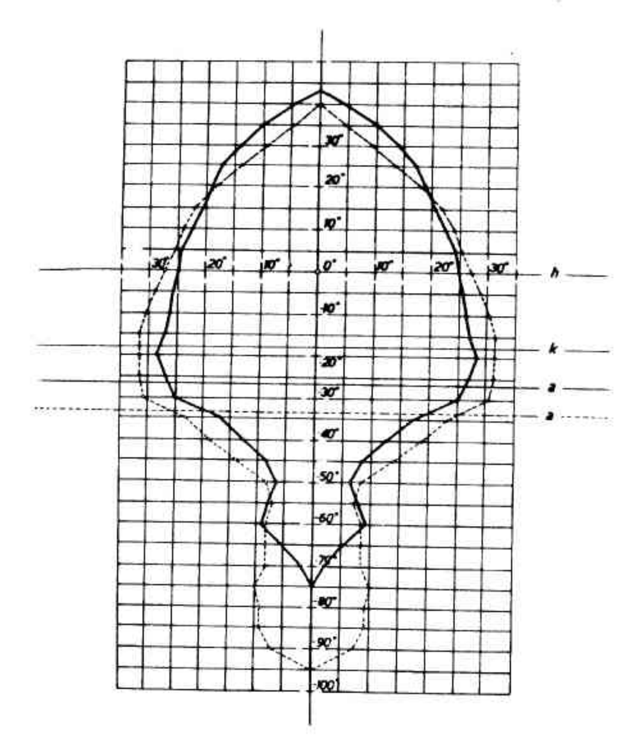



**Рис. 2.2.** Проекция бинокулярного поля зрения взрослой лошади (сплошная линия) и жеребенка (пунктир). Максимальная ширина этого поля соответствует плоскости *k*, формирующейся углами каждого глаза. Плоскость оптической оси = *a*; горизонтальная плоскость = *h*. (Pisa 1939)

сетчатке зрительного нерва[7]. Подробное изучение сетчатки[8] не позволило подтвердить существование центральной области.

Хорошо известная зона скопления нервных клеток, имеющая форму ленты, так называемая визуальная полоска (visual streak), расположена горизонтально поперек сетчатки. Она лежит дорсолатерально относительно места выхода на сетчатку зрительного нерва и медиально относительно area centralis[9].

Обе зоны острого восприятия характеризуются большой концентрацией палочек и колбочек, тогда как дуплекс сетчатки сохраняется. Предположительно функция area centralis заключается в обеспечении исключительно фронтального бинокулярного зрения, а визуальная полоска расширяет зону острого восприятия в горизонтальной плоскости.

[7] Prince 1960, 1970
[8] Hebel 1976
[9] Prince 1990; Hughes 1977

Чтобы определить форму и расположение обеих зон острого восприятия, было проведено исследование распределения ганглиозных клеток в сетчатке глаза лошади[10]. Обнаружили четко ограниченную в 1 мм полосу высокой концентрации этих клеток, расположенную на 3 см выше диска зрительного нерва и тянущуюся приблизительно на 22 мм как в сторону носа, так и по направлению к виску.

Концентрация ганглиозных клеток достигала 6500 и более клеток на мм$^2$ в височном ответвлении визуальной полосы. В назальном ответвлении плотность клеток была также сравнительно высока (3000–4000 клеток на мм$^2$), но не столь отчетливо выражена. В нескольких миллиметрах по обе стороны полосы высокой концентрации клеток их плотность составляла от 500 до 3000 единиц на мм$^2$, затем она снижалась до 500 и менее и оставалась такой по всей сетчатке. Дальнейшие исследования подтвердили эти факты, также было обнаружено, что сетчатка лошади равноудалена от хрусталика, за исключением дальних дорсальных и вентральных областей сетчатки, где она сближается с ним[11].

Несмотря на то, что зрение при дневном свете у лошади острее, и она четче различает детали, ночью лошади видят лучше, чем люди. Ночное видение обеспечивают рецепторы в виде палочек. В 1977 году было проведено исследование, в ходе которого подсчитали (на основании максимального диаметра зрачка), что лошади, совы, собаки и серые белки имеют схожую способность воспринимать свет, несмотря на разницу в размерах их глаз; но они видят хуже кошек, кроликов, крыс и летучих мышей[12].

Исключая визуальную полосу и area centralis, палочек в сетчатке больше, чем колбочек, которые составляют лишь 5–10% от общего количества рецепторов[13]. Подобно глазам большинства ночных животных глаз лошади имеет развитый tapetum lucidum (ткань сосудистой оболочки глаза, состоящая из эластичных волокон с металлическим блеском, которая отражает свет через сетчатку). Поэтому, если в темноте осветить глаза лошади, они будут отражать свет и «блестеть».

Тип аккомодации или механизм фокусировки у лошадей является предметом споров и требует дальнейших исследований. До сих пор не выяснено, является ли аккомодация статической или динамической, или и той и другой одновременно. На основании того факта, что сетчатка лошади асимметрична (считается, что она сильнее изогнута в дорсальном направлении), некоторые исследователи пришли к выводу, что статическая аккомодация функционирует, когда близкий и удаленный объекты одновременно фокусируются на разных участках изогнутой сетчатки (ramp retina)[14]. Другие авторы придерживаются противоположного мнения[15].

[10] Hebel 1976
[11] Harman 1999
[12] Hughes 1977
[13] François и др. 1980
[14] Walls 1942
[15] Harman и др. 1999



Существование area centralis и связанной с ней визуальной полосы противоречит концепции функциональной изогнутой сетчатки (статичная аккомодация); наличие таких чувствительных зон согласуется с динамической аккомодацией. Кроме того, в исследовании, проведенном в 1975 году, не смогли обнаружить никакого наклона сетчатки, который бы мог служить для статической аккомодации[16] и, на самом деле, наблюдали некоторую способность к динамичной аккомодации у живых лошадей. Позднее было выдвинуто предположение, что небольшая степень динамичной аккомодации может существовать у лошадей наряду со статичной аккомодацией (ramp retina)[17]. В целом лошади, исследованные в 1999 году, были эммеротропны (имели правильную фокусировку) с небольшой склонностью к дальнозоркости[18].

Хрусталик лошади эластичен – эта необходимость продиктована динамичной (регулирующейся хрусталиком) аккомодацией. Исходя из этого, исследователи в 1953 году предположили, что при фокусировке на ближнем предмете цилиарная мышца глаза сокращается и тянет цилиарный отросток и связанный с ним ресничный кружок вперед, с хрусталика снимается натяжение, большое кольцо радужной оболочки расслабляется и дает возможность хрусталику стать более выпуклым (см. рис. 2.1, *а*)[19]. Сдвиг средней точки хрусталика вперед (осевое преобразование или осевая трансляция) играет роль в аккомодации некоторых видов животных; однако существование такого механизма у лошадей еще не подтверждено[20]. К старости хрусталик теряет эластичность и может помутнеть.

Исследователи пришли к выводу, что острота зрения лошади связана с концентрацией ганглиозных клеток в височной области визуальной ленты[21].

Дальнейшие исследования с помощью дискриминационных тестов на основе относительной длины линии изучали глубину монокулярного и бинокулярного восприятия у лошадей[22]. Было обнаружено, что лошади с большой достоверностью могут различить (с расстояния 1 м 60 см) нижнюю линию длиной 10 см и верхнюю длиной 14 см. Позднее лошадям дали на выбор фотографии, и они неуклонно выбирали рисунок со сходящимися в перспективе рельсами. У людей такой рисунок вызывает иллюзию Понзо, заключающуюся в том, что верхняя линия кажется длиннее. Исследователи пришли к заключению, что эта иллюзия возникает и у лошадей. Они стали изучать, как лошади используют монокулярное и бинокулярное зрение для оценки глубины восприятия. Ограничив поле зрения лошади, закрывая и открывая ей один глаз,

[16] Sivak & Allen 1975
[17] Prince 1990
[18] Harman и др. 1999
[19] Sisson & Grossman 1953
[20] Hughes 1977
[21] Timney & Keil 1992
[22] Timney & Keil 1996

они обнаружили с помощью стереограмм со случайным узором из точек, что лошади обладают подлинным стереоскопическим зрением и могут распознавать небольшие отличия двух сравниваемых стимулов.

Благодаря морфологическим и оптическим свойствам глаза лошади могут четко воспринимать движение, происходящее на границе поля зрения[23]. Без сомнения, некоторые ганглиозные клетки сетчатки помогают фиксировать периферическое движение, например, перемещения хищника. Лошади часто вздрагивают от испуга и остро реагируют на внезапное появление движущегося объекта на границе их поля зрения, когда они стоят, или же когда неподвижные объекты появляются и исчезают из их поля зрения во время движения лошади, поскольку они моментально и четко видят это движение. Такая реакция со стороны лошадей обусловлена инстинктом выживания, доставшимся им в наследство от их диких предков. Лучшей защитой для них всегда было внезапное бегство.

Продолжаются споры и о том, различают ли лошади цвета[24]. В целом исследователи пришли к заключению, что цветное зрение у млекопитающих распространено гораздо шире, чем считали раньше. Сетчатка глаза лошади имеет такие рецепторы, как палочки и колбочки[25], но полная характеристика этих рецепторов и их взаимодействие с другими клетками сетчатки требует дальнейших исследований. В отличие от палочек колбочки эффективно работают лишь при более хорошем освещении. У млекопитающих (не приматов) рецепторы-колбочки содержат два типа спектрально-различных фотопигментов (один имеет максимальное поглощение 440 нм, второй – ближе к 550 нм). Различение цветов происходит благодаря колбочкам, их взаимодействию с палочками и реакции нервной системы, сопоставляющей сигналы от этих двух типов рецепторов[26].

Гржимек в 1952 году исследовал цветовое восприятие двух кобыл, 4 и 6 лет. Он пришел к выводу, что кобылы различают цвета, а не только некоторые градации серого. Он провел серию тестов, в которых предлагал лошадям выбрать между двумя карточками, одна из которых была градацией серого цвета, а другая желтая, красная, синяя или зеленая. Лошади лучше всего различали желтый цвет, далее шел зеленый, синий и, наконец, красный. Светло-красный воспринимался лучше, чем яркий оттенок; насыщенный синий лошади различали лучше голубого. С расстояния 3,3 м лошади сумели различить перпендикулярную желтую линию шириной 0,5 см (угол зрения составлял не более 3'15"). В то же время, чтобы лошади смогли различить синюю линию с того же расстояния, она должна была иметь ширину не менее 2 см (под углом 20'41"). Таким образом, Гржимек пришел к выводу, что острота цветного зрения у лошадей немного хуже, чем у людей; впрочем, мы тоже плохо различаем оттенки синего.

[23] Simpson 1951; Knill и др. 1977.
[24] Wouters и др. 1980.
[25] Wouters & De Moor 1979.
[26] Jacobs 1993



С помощью дихотомического аппарата (предлагающего сделать выбор из двух вариантов) с цветными карточками в мерцающем режиме была сделана попытка воспроизвести результаты Гржимека, изучая 19-летнюю кобылу[27]. При градации синей (462 нм), зеленой (496нм) и красной (700 нм) краски были смешаны, чтобы составить пару по коэффициенту отражения трем из пяти серых карточек, использованных в качестве стимула. Кобыла смогла уверенно отличить синий и красный цвет от серого, не принимая во внимание коэффициент отражения, но не смогла увидеть отличия серого цвета от зеленого.

В 1999 году с большим успехом было проведено тестирование пятерых лошадей в возрасте от 3 до 20 лет с помощью дихотомического выбора, с использованием подсвеченных полупрозрачных панелей[28]. Исследования показали, что лошади могут различать, когда им демонстрируются сочетание серой панели с цветной и серой с панелью другого оттенка серого цвета. Лошади различали синий (470 нм), зеленый (538 нм), желтый (581 нм) и красный (617 нм) цвета. 15-летний мерин оказался неспособен отличить зеленый цвет так же хорошо, как желтый (как и упомянутая выше кобыла), но легко различал остальные цвета. Поскольку в предыдущих исследованиях не уделялось внимание освещенности панелей, то в 1999-м был проведен тест, исследующий влияние этого фактора[29]. Тестировались 2 лошади. На степень распознавания красного и синего цветов подсветка не повлияла. Распознавание желтого и зеленого при подсветке ухудшилось. Ученые пришли к выводу, что лошади могут распознавать красный и синий цвета, но слабо различают цвета в зеленой и желтой части спектра.

Лошади, помимо цветов, могут различать узоры. Их можно научить правильно распознавать более 20 наборов узоров на выбор, например, отличать узоры из треугольников от узоров из точек одинакового размера[30]. В повседневной жизни лошади узнают людей как по одежде, так и по лицу[31]. Ходят легенды о том, что некоторые арабские лошади были способны узнавать своего хозяина среди группы других людей, одетых одинаково с ним, с расстояния 0,4 км и более.

Благодаря своей способности делать дискриминационный выбор и будучи социальными животными, лошади реагируют на муляжи соплеменников иначе, чем на муляжи других животных. Гржимек обнаружил, что лошади ведут себя по отношению к 2- и 3-мерным моделям лошадей так же, как и в отношении живых сородичей – приближаются и обнюхивают нос и бока; на незавершенные рисунки, изображающие лошадей, или макеты собак такой реакции не наблюдалось. Наряду с обонянием и слухом лошади используют зрение для индивидуального распознавания[32].

[27] Pick и др. 1994
[28] Smith & Goldman 1999
[29] Macuda & Timney 1999
[30] Dixon 1966
[31] Grzimek 1944b
[32] Wolski 1980

Дополнительными доказательствами остроты зрения являются удивительные истории о таких лошадях как Умный Ганс[33], Леди[34], Мухаммед и Магомед[35], которые изумляли зрителей тем, что решали математические и орфографические задачи и отвечали на другие вопросы при помощи движений головы или конечностей. Однако во всех случаях было обнаружено, что в действительности животные внимательно следили за дрессировщиком, который подавал им незаметные знаки, подсказывая правильный ответ.

## Слух

Есть данные, подтверждающие способность лошадей воспринимать геофизические сигналы (например, низкочастотные сейсмические Р-волны), которые предшествуют землетрясению. Участвует ли в восприятии таких звуков ухо – неизвестно. Вне зависимости от этого за некоторое время до начала подземных толчков лошади начинают нервничать и ржать[36]. Восприятие высокочастотных звуков у лошадей сопоставимо с человеческими характеристиками.

В 1978 году было опубликовано исследование, в ходе которого было выявлено, что лошади специфически реагируют на чистые тона на частоте 25 кГц[37]. Звуки более высокой частоты пожилые лошади в возрасте 15–18 лет воспринимают хуже, чем молодые (5–9 лет). Дальнейшие исследования показали, что улитка лошади состоит из 2,5 спиральных витков и воспринимает звуки в диапазоне частот от 0,2 до 22 кГц (6,8 октав) при громкости 30 дБ. Если громкость увеличивается до 60 дБ, рамки восприятия расширяются от 0,005 до 33,5 кГц[38]. Диапазон воспринимаемой частоты звуков у лошади шире, чем у человека; несмотря на это, их большая часть находится в пределах, доступных человеческому уху. Лучше всего воспринимаются частота и амплитуда от 1 до 16 кГц с нижним порогом 7 дБ[39].

Лошади разворачивают ушные раковины в сторону источника звука. Уши могут двигаться вне зависимости друг от друга, таким образом лошадь способна воспринимать звуковые сигналы, поступающие с разных сторон, не поворачивая головы и не меняя положения тела. Ушные раковины приводятся в движение мышцами, которые иннервируются ветвями лицевых, а также первого и второго шейных нервов. Когда уши подняты и развернуты вперед, слуховое отверстие тоже направлено вперед. Оно может также развернуться вбок или назад. Когда уши полностью заложены, слуховое отверстие обращено вниз и наполовину прикрыто.

Ранее считалось, что крупные млекопитающие лучше локализуют источник звука, чем мелкие, так как интерауральное расстояние якобы позволяет сгенерировать больше бинауральных сигналов, позволяющих определить локализацию как по времени достижения звуком обоих ушей ($\Delta t$), так и по спектру интенсивности частоты аудиосигнала ($\Delta fi$). Однако, проведя исследование лошадей, ученые пришли к выводу, что определение локализации звука осуществляется не только за счет стереофонических сигналов[40]. Они измерили интерауральный временной разрыв ($\Delta t$) у лошади и обнаружили, что он составляет 501 мкс, когда репродуктор был расположен под углом 90° по отношению к срединной линии животного. Если угол составлял 0–90°, ($\Delta t$) у лошади превосходил аналогичный показатель у домашних кошек. По сравнению с человеком лошадь имеет больший ($\Delta t$), когда угол составляет 35° и меньше; при увеличении угла человеческий ($\Delta t$) превосходит лошадиный, что, вероятно, обусловлено формой головы лошади. Тем не менее, у лошади сравнительно большой показатель ($\Delta t$). Доступный ($\Delta fi$) сигнала выглядит достаточным для точной локализации (по крайней мере, у прочих млекопитающих); однако исследователи обнаружили, что звуковой порог направления у тестируемых лошадей заметно ниже (22° для шума и 30° для щелчков), чем у остальных крупных млекопитающих. Таким образом, они пришли к выводу, что лошади не могут в полной мере использовать преимущества бинауральных сигналов.

В дальнейших исследованиях[41] испытатели поместили источник звука, издававший единичный гудок на частоте от 250 Гц до 25 кГц, слева и справа от лошади под углом 30°. Все пятеро тестируемых лошадей смогли установить местонахождение источника звука на частотах 250 Гц, 500 Гц и 1 кГц и не справились с задачей на частоте 2 кГц и выше. Исследователи пришли к выводу, что лошади могут использовать стереофонические фазоразностные сигналы, но не могут опираться на стереофоническую разницу в интенсивности.

В дальнейшем исследователи изучили сравнительно слабую способность лошади определять местонахождение источника звука и сравнили ее с различными визуальными факторами (острота зрения, ширина бинокулярного поля зрения, максимальная широта поля зрения)[42]. Наибольшая корреляция была обнаружена между диапазоном наилучшего поля зрения и локализацией звука. Чтобы определить источник звука, лошади не нужно поворачивать голову и глаза в сторону подозрительного объекта. Широкая сетчатка глаза лошади, несомненно, обеспечивает адекватное поле острого зрения для мониторинга окрестностей на предмет потенциальной опасности; лошади требуется лишь минимальный поворот головы. В то же время многим животным приходится полагаться на их способность локализации звука, чтобы должным образом повернуть голову и глаза для обеспечения наилучшего обзора.

33 Pfungst 1907
34 Rhine & Rhine 1929 a,b
35 Christopher 1970
36 Lawson 1908, Penick 1976, Kirschvink 2000
37 Odberg 1978
38 Heffner & Heffner 1983, West 1985, Fehteler и др. 1991
39 Heffner & Heffner 1983

40 Heffner & Heffner 1984
41 Heffner & Heffner 1986
42 Heffner & Heffner 1992, Heffner 1997

## Прикосновения, давление и терморецепция

Все тело лошади обладает тактильной чувствительностью, или осязанием. Зоны повышенной чувствительности сосредоточены на голове. Имеющие дело с лошадьми быстро замечают, что лошади часто избегают прикосновений к ушам и участкам вокруг них. Каждый волосяной фолликул шерсти лошади снабжен нервами. Иннервация волосяных фолликулов обеспечивает тактильное сенсорное восприятие. Жесткие осязательные волоски – вибрисы – имеют бóльшую длину, чем основная шерсть, они сосредоточены в основном вокруг губ, носа и глаз[43].

Сенсорные органы разной формы расположены внутри кожи. Например, в подвижной верхней губе обнаружено 3 вида чувствительных нервов: нервные окончания с внутренним ядром (слоистые и инкапсулированные), окончания со вспомогательными клетками (не слоистые, но иногда инкапсулированные) и свободные нервные окончания[44].

Концы капсулированных окончаний находятся в дерме. Слоистые окончания имеют овальную форму и покрыты тонкой капсулой, состоящей из одного слоя клеток. Среди этих капсул существует единственный слой чешуеподобных клеток, который окружает нервное волокно в центре. В глубоких слоях дермы преобладают не слоистые, но инкапсулированные окончания. Они имеют форму диска. Свободные нервные окончания лежат в поверхностных слоях дермы непосредственно в зернистом слое или под ним. Эти рецепторы воспринимают прикосновение, давление и изменение температуры.

## Запах и вкус

В процесс хеморецепции у лошадей вовлечены как минимум 3 рецепторные системы: обонятельные нервные окончания носовой полости, вомероназальный орган и вкусовые сосочки языка. Запахи улавливаются обонятельными нервами, расположенными в задней части продолговатой носовой полости, особенно в латеральной массе средней и верхней носовой раковины; в смежной части дорсальной носовой раковины и носовой перегородки (septum nasi). Удлиненные обонятельные клетки расположены между поддерживающими клетками (клетками Беттхера) в желто-коричневом эпителии, лишенном ресничек. Из них растут пучки тонких волосков, выходящих в носовую полость. Другой конец обонятельных клеток формирует немякотное нервное волокно, которое ведет к обонятельной луковице[45]. У лошадей может быть несколько миллионов обонятельных клеток.

Парный вомероназальный орган (сошниково-назальный орган или орган Якобсона) лежит под нижней стенкой носовой полости. Он состоит из двух

[43] Talukdar и др. 1972
[44] Talukdar и др. 1970
[45] Sisson & Grossman 1953



хрящевых слепо заканчивающихся трубок, которые пролегают в глубь головы лошади. Длина этих трубок у маленьких лошадей составляет 12 см, а у крупных может достигать 20 см. Вомероназальные трубки оканчиваются приблизительно на уровне третьей пары моляров. В передней части они лежат параллельно вентральному проходу и открываются в узкую пазуху через щелевидное отверстие одновременно с носонёбным каналом. Обе трубки окружены слизистой мембраной, снабжаемой кровью основно-нёбным сосудом и содержащей сенсорные волокна обонятельного нерва (особенно вдоль дорсомедиальной стенки). Внутрипросветный диаметр каждой трубки равняется приблизительно 3 мм и имеет обыкновенно форму полумесяца. Окружающая эпителиальная оболочка трубок представляет собой хорошо развитую сосудистую коллагенную манжету, которая похожа на эректильные ткани и в изобилии содержит нервные волокна и слизистые железы[46, 47].

У лошадиных носонёбный канал сообщается только с носовой полостью, таким образом, ароматические химические субстанции попадают в вомероназальный орган через носовую полость. Как правило, лошади сначала энергично обнюхивают объект с близкого расстояния, но не прикасаются к нему (см. рис. 2.3, *а*).

Наружное отверстие ноздрей может изменять форму от овала до полумесяца. Затем ноздри сужаются, верхняя губа задирается, лошадь поднимает и вытягивает голову. Это движение называется «флемен» (см. рис. 2.3, *б*). При этом верхняя губа энергично приподнимается и заворачивается, обнажая слизистую десны. В результате выворота центральной части губы происходит перекрытие ростральной части наружного носового отверстия[48].

Животное помогает вомероназальному органу функционировать, нагнетая насыщенный частицами запаха воздух в носовую полость (например, при обнюхивании мочи). Ноздри при этом перекрываются. Воздух направляется не через ноздри, а через щелевидное отверстие. Голова при этом поднимается выше горизонтали, что позволяет химическим частицам попасть в вомероназальный канал[49, 50].

Вероятно, в работу вомероназального органа вовлечен сосудодвигательный (вазомоторный) механизм, действующий подобно помпе[51]. Возможно, демонстрация флемена и задействование вомероназального органа связаны с присутствием в воздухе взвешенных частиц (как нелетучих, так и слабо летучих)[52]. Флемен вызывают различные запахи, эта реакция не связана с какими-то специфическими ситуациями. Зачастую она сопровождается фырканьем и отходом прозрачного носового секрета, который, как показали эндоскопические исследования, появля-

[46] Annett 1925, Lindsay 1978, Lindsay & Burton 1983
[47] Sisson & Grossman 1953
[48] Lindsay & Burton 1983
[49] Estes, 1972
[50] Lindsay & Burton 1983
[51] Meredith и др. 1980
[52] Wysocki и др. 1980

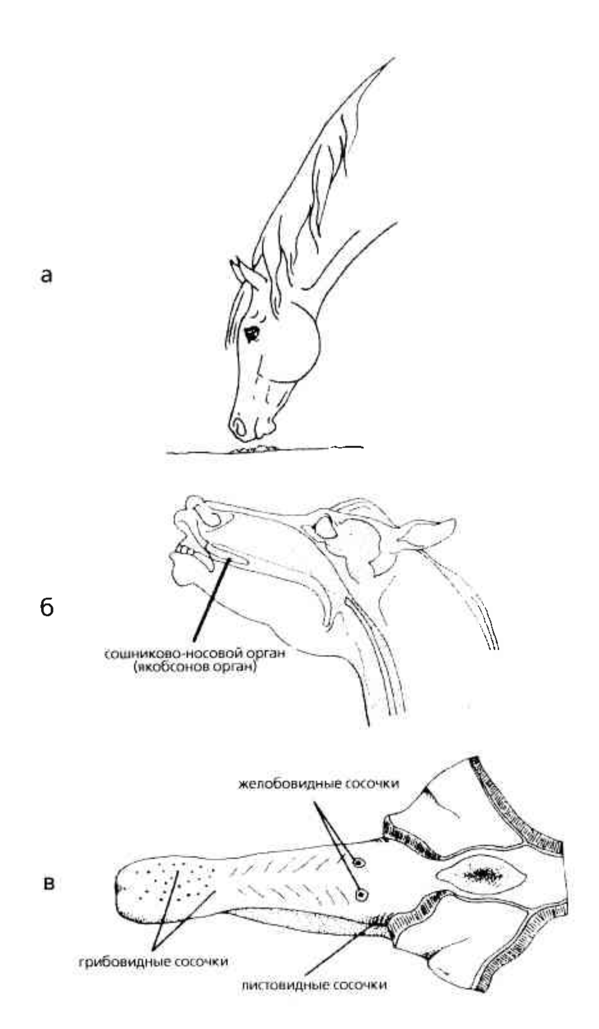



**Рис. 2.3.** Хеморецепция у лошадей: (а) типичное обонятельное исследование, (б) возможное вовлечение вомероназального органа в ходе демонстрации флемена, (в) сосочки, на которых располагаются вкусовые бугорки.

ется из узких углублений, имеющих общий выход с вомероназальным органом и носонёбным каналом. Поскольку носонёбный канал выстлан изнутри слоистым эпителием, не обладающим секреторной способностью, то выделяемая при флемене секреция, скорее всего, вырабатывается эпителиальными слизеобразующими клетками и серозно-слизеобразующими железами мембраны вомероназальных каналов. Возможно, серозная секреция позволяет растворить ароматические частицы, затем этот раствор опрыскивает вомероназальный орган[53,54].

[53] Lindsey и др. 1978.
[54] Lindsay&Burton 1983.



Функциональный смысл реакции флемена связан с обонятельными исследованиями, в частности для индивидуального распознавания соплеменников. У взрослых жеребцов чаще других лошадей наблюдается флемен, особенно когда они изучают кобыл. Но было бы некорректно расценивать флемен как проявление сексуального поведения. Кобылы и молодые животные тоже демонстрируют такую реакцию. Помимо прямого исследования сородичей флемен может быть вызван обнюхиванием мочи, фекалий, объектов, источающих сильный запах, например пальцев курящего человека. Часто кобылы демонстрируют флемен при обнюхивании родовых выделений. Исследования кобыл и жеребят, живущих на пастбище, показали, что жеребчики делают флемен чаще кобыл и кобылок; кобылки чаще взрослых кобыл демонстрируют серию повторяющихся друг за другом флеменов[55].

Несмотря на то что изначально главной функцией вомероназального органа считалось определение эструса у кобыл[56], такая версия не получила достаточного подтверждения в ходе наблюдений за лошадьми. В 1988 году было сделано наблюдение за жеребцами, содержащимися в конюшенных условиях[57]. Исследователь не заметил различия между частотой демонстрации флемена в ответ на запах выделений/мочи кобыл и состоянием этих кобыл (в эструсе или нет). Возможно, наблюдения за жеребцами-производителями, живущими на пастбище, дали бы несколько иные результаты. Флемен анализировали по следующим параметрам: частота, скрытое состояние, продолжительность, а также период между стимулом и реакцией. Исследования показали, что реакция на разных кобыл может отличаться индивидуально, но это не связано с эструсом.

Обонятельные сигналы могут подавлять или усиливать другие сенсорные сигналы и, таким образом, влиять на поведение в целом. Было обнаружено, что когда искусственную вагину опрыскали мочой кобылы в эструсе, она сильнее возбуждала молодых жеребцов[58]. Кобыла и жеребенок узнают друг друга по запаху. Отсутствие обонятельных и визуальных сигналов может серьезно затруднить процесс индивидуального узнавания[59].

Вкусовая хеморецепция осуществляется за счет микроскопических вкусовых бугорков, иннервируемых волокнами языкоглоточного нерва и языковым ответвлением тройничного нерва. Таких бугорков особенно много в районе грибовидных, листовидных и желобовидных сосочков языка, а также на свободном крае и передней дужке мягкого неба и ротовой поверхности надгортанника (см. рис. 2.3, *в*)[60]. Вкусовые бугорки представляют собой скопления бочкообразных вкусовых клеток в эпителии. Каждый бугорок имеет крошеч-

[55] Crowell-Davis & Houpt 1985a.
[56] Estes 1972.
[57] Marinier и др. 1988.
[58] Wierzbowski 1959.
[59] Wolski и др. 1980.
[60] Sisson & Grossman 1953.

ное отверстие, называемое вкусовой порой. Сквозь эти отверстия наружу выступают вкусовые микроворсинки.

Лошади воспринимают различные степени горького, сладкого, кислого и соленого вкуса. Вкусовые ощущения млекопитающих еще не достаточно хорошо изучены. Вкусовые предпочтения отличаются как у разных видов животных, так и индивидуально. Например, лошади не делают различия между чистой водой и водным раствором сукраоктаацетата (sucraoctaacetat) в концентрации, которая делает его очень горьким на вкус человека[61].

Лошади отказываются от раствора хинина, когда его концентрация достигает 20 мг на 100 мл[62]. Дальнейшие исследования показали, что жеребята предпочитают водопроводной воде раствор сахарозы с концентрацией от 1,25 до 10 граммов на 100 мл воды. При более высокой или низкой концентрации жеребята никаких предпочтений не выказывали. Раствор соли (NaCl) они начинали отвергать, когда его концентрация достигает 0,63 грамма на 100 мл. Восприятие кислого вкуса тестировалось с помощью уксусной кислоты; когда концентрация кислоты достигала 0,16 мл на 100 мл при pH 2,9 – жеребята отказывались пить раствор. По сравнению с другими домашними животными, по вкусовой чувствительности жеребята оказались близки к овцам.

Лошади выбирают пищу с помощью хеморецепторов, а также используя визуальный и осязательный анализ. Таким образом они, как правило, избегают ядовитых растений. Способность распознавать тот или иной вид корма увеличивается с возрастом. Эта способность зависит и от того, чем кормили лошадей раньше, сезонности, наличия корма, кондиций растения, времени суток и генетического фона животного[63].

## Проприоцепция и равновесие

Как у всех млекопитающих, у лошади есть мускульные и сухожильные рецепторы, которые снабжают центральную нервную систему (ЦНС) информацией о степени сокращения или расслабления мускулов и сухожилий. Такие проприоцептивные сенсоры сообщают лошади о положении различных частей ее тела, без необходимости визуального наблюдения.

Рецепторы равновесия сосредоточены во внутреннем ухе и прикреплены к кости вдоль височной области по обе стороны черепа. Эти рецепторы (вестибулярный аппарат) состоят из 3 заполненных жидкостью петель (полукружные каналы) и 2 смежных мешкообразных камер – овального перепон-

61 Kane 1971
62 Randall и др. 1978
63 Marinier 1980



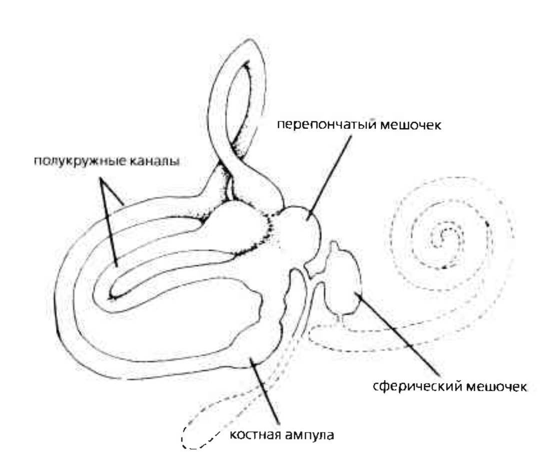



**Рис. 2.4.** Компоненты внутреннего уха, отвечающие за равновесие (улитка – виток справа).

чатого мешочка ушного лабиринта и сферического мешочка перепончатого лабиринта внутреннего уха. Полукружные каналы расположены перпендикулярно по отношению друг к другу. Каждый из них имеет сферическое расширение – «ампулу». В этих расширениях находятся гребни с чувствительными волосками (см. рис. 2.4). Если животное изменяет положение тела относительно земли или меняет направление/скорость движения, жидкость в одной или нескольких ампулах (ампулы сообщаются друг с другом с помощью каналов) омывает чувствительные волоски, которые передают нервный импульс вверх по вестибулярному нерву. Таким образом индивидуум получает информацию об изменениях положения тела, смене скорости и направления движения.

Чувствительные области овального перепончатого мешочка ушного лабиринта (utricle) и сферического мешочка перепончатого лабиринта внутреннего уха (saccule) выглядят как небольшие беловатые утолщения, состоящие из сенсорных клеток с волосками, окруженных поддерживающими клетками. Напластания на поверхность этих рецепторов тонких известковых кристаллов составляют отолит. При наклоне головы отолит (кристаллическая масса) смещается в зависимости от гравитации и стимулирует сенсорные клетки и вестибулярный нерв. Таким образом, внутреннее ухо, помимо остальных функций, обеспечивает равновесие как по отношению к земному тяготению, так и при смене направления и скорости движения. Сферический мешочек перепончатого лабиринта внутреннего уха имеет также ответвление нерва улитки, которое, предположительно, воспринимает низкочастотные вибрации, что отмечается и у других позвоночных.

## Боль

Наблюдения показывают, что лошади могут воспринимать разные степени болезненных ощущений, начиная с легкого дискомфорта и заканчивая сильной болью. Индикаторами боли являются: изменение положения тела и выражения морды, потеря аппетита, звуковые сигналы, напряжение мускулов, потоотделение, увеличение частоты пульса и дыхания[64]. Лошадь может воспринимать боль практически любой частью тела. Не существует специального органа, ответственного за болевые ощущения. Различные физические и химические стимуляции непосредственно на окончания волокон сенсорных нервов вызывают те или иные ощущения. Внутренние рецепторы, чувствительные ткани внутренних органов, задействованы при болевых ощущениях, связанных, например, с коликами.

В стрессовых ситуациях индивидуумы иначе реагируют на боль, чем при обычных обстоятельствах. Вероятно, это объясняется селективной перцепцией или фильтрацией стимулов. Например, у жеребят болезненные ощущения во время родов (конкретно во время прохождения через родовые пути) подавляются[65]. Люди пользуются различными ограничивающими техниками, такими как закрутка, чтобы произвести врачебные и другие некомфортные манипуляции над лошадью. Механизм воздействия закрутки основан на том, что сильное стимулирование чувствительной области (верхняя губа, ухо) временно ослабляет восприятие воздействия в других местах; возможно, при этом присутствует воздействие эндорфинов.

## Ориентирование и способность находить дом

Ориентирование лошадей основано на взаимодействии трех типов восприятия – стабилизации положения тела, объектного ориентирования и ориентации в окружающей обстановке. Зрение, проприоцепторы, система отолита и комплекс полукружных каналов помогают лошади уравновесить тело и движение вне зависимости от местности. Когда лошадь движется по направлению к объекту или удаляется от него, начинают функционировать один или несколько типов рецепторов, например, зрительные, слуховые, обонятельные и осязательные рецепторы. Как правило, лошади вначале полагаются на зрение, затем обнюхивают и прикасаются к объекту исследования и в заключение могут попробовать его на вкус.

В знакомой обстановке лошади, как правило, хорошо ориентируются. Земное тяготение, оказывающее воздействие на овальный перепончатый мешочек ушного лабиринта (utricle) и сферический мешочек перепончатого лабиринта внутреннего уха (saccule), и проприоцепторы обеспечивают животное сигналами, помогающими ему сохранять равновесие.

[64] Müller 1942, Steferle 1960, Walser 1965, Fraser 1969
[65] Rossdale 1967a



Зрительные сигналы снабжают его дальнейшей информацией относительно положения горизонта, солнца, звезд и других объектов на местности. Осязательные и кинестетические сигналы информируют лошадь о типе грунта и пройденном расстоянии. В ветреные дни лошади располагаются параллельно воздушным потокам при кормлении и во время отдыха. В холодные зимние дни лошади поворачиваются боком к солнечным лучам.

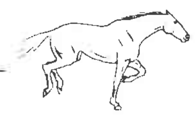
Механизм ориентирования задействует множество чувствительных сенсоров и двигательных сигналов. Всякий раз, когда речь заходит о спасении бегством, поисках еды, воды или комфортных условий, лошадь должна ориентироваться. Лошади часто путешествуют знакомыми маршрутами. Когда им приходится преодолевать значительные расстояния, например, пройти 10 км до источника воды, они запоминают дорогу и ориентируются по бросающимся в глаза объектам местности. Это т.н. объектное ориентирование.

Лошади склонны следовать за своими сородичами. Зрение помогает им идти за передней лошадью. В 1978 году было проведено наблюдение за тем, как лошадь воспользовалась обонянием, чтобы проследовать по дороге, по которой за час до того прошла другая лошадь[66]. Тестируемая лошадь держала нос в 1 см от земли, отыскивая дорогу, которая лежала вдоль берега. Каждый раз, когда она находила путь, ее голова принимала нормальное положение. Лошадь принюхивалась как минимум каждые 100 метров.

Конники долгое время удивлялись способности лошади возвращаться домой на конюшню, как только ей дается «свободный повод». Это объясняется как желанием лошади вернуться в привычную обстановку, так и ее стремлением к общению с сородичами. Гржимек в 1943-м и Вильямс в 1957 году предпринимали попытки исследовать это явление, предоставляя нескольким лошадям, находящимся в нескольких километрах от дома, свободу выбора. Результаты не подтвердили наличия хорошо развитого чувства направления; тем не менее, лошади старались оказаться в знакомой обстановке. Было замечено, что направление их движения больше зависело от ветра, а не от расположения конюшни[67]. Запах важен при социальном общении и вероятно является существенным фактором, влияющим на способность лошадей возвращаться домой. Их способность использовать существующие сигналы, такие как еле ощутимые запахи, в дополнение к памяти и умению использовать метод проб и ошибок, определяет возможность самостоятельно найти дом. Никакой более развитой системы навигации у лошадей обнаружено не было.

[66] Lanzen 1978
[67] Williams 1957

# 3 Двигательная активность лошади



Лошади способны совершать большое количество разнообразных движений, начиная от легкого подергивания мускулов до сложного локомоторного комплекса. Движения частей тела в норме являются завершенными. Некоторые движения выполняются в положении стоя, например, потягивание, другие на ходу.

## Рефлексы

Большинство движений, совершаемых лошадьми, связано с рефлексами. Рефлексы задействуют сравнительно небольшое количество нервно-моторных единиц. Поскольку рефлексы являются стереотипными и непроизвольными реакциями на определенное воздействие, они могут быть полезны для ветеринаров не только для определения степени анестезии, но и для тестирования состояния неврологической системы[1]. Например, легкое похлопывание по латеральной части шеи сразу за ухом вызовет его разворот вперед (*цервико-аурикулярный рефлекс*), обеспечивая переднюю часть цервикального нервного пути и проводящий путь лицевого нерва сенсорными деталями, что свидетельствует о правильной работе ушных мускулов[2].

В таблице 3.1 представлены рефлексы, связанные с движениями головы (глаза, уши, нос и рот). Например, если постучать по кости, расположенной прямо под глазом, *пальпебральный рефлекс* вызовет рефлекторное смыкание век. Приближение какого-либо предмета к глазу, как и раздражение роговицы вызовет соответственно дополнительный *мигательный рефлекс* или *корнеальный рефлекс*. Посторонний предмет, попавший в глаз, вызывает *лакримальный* (*слезный*) *рефлекс*. Если внезапно ярко осветить глаз лошади, у нее рефлекторно сузится зрачок. *Тонический глазной рефлекс* удерживает глаз лошади направленным на объект, когда она поворачивает голову. Уши лошади рефлекторно разворачиваются в сторону источника звука (*рефлекс Прайера*). Прикосновение к шерсти, покрывающей уши, вызывает *рефлекс потряхивания головой*. Прикосновения к области вокруг

[1] Rooney 1971, Catcott & Smithcors 1972
[2] Rooney 1973



рта новорожденного жеребенка провоцирует *сосательный рефлекс*. При поедании твердых кормов *жевательный рефлекс* замедляет процесс пережевывания, таким способом обеспечивается защита языка и прочих нежных тканей от повреждения. Когда в рот попадает какой-либо предмет, он вызывает *слюноотделительный рефлекс*. Стимуляция слизистой оболочки носа провоцирует *чихательный рефлекс*, а раздражение слизистой гортани является причиной *рефлекторного кашля*.

Некоторые рефлексы связаны с положением тела и координацией[3]. Наклон вниз или вскидывание головы вверх без изменения позиции шеи вызывает *вестибулярный рефлекс*; вытягивание головы вверх ведет к сгибанию передних ног и выпрямлению задних, тогда как вертикальное (вентральное) сгибание головы ведет к сгибанию задних ног и выпрямлению передних.

Если голова остается в нормальной позиции, а двигается только шея, это вызывает *тонический шейный рефлекс;* дорсальное (тыльное) сгибание шеи ведет к сгибанию задних конечностей и выпрямлению передних, тогда как вентральное сгибание шеи провоцирует сгибание передних и выпрямление задних.

Давление на подошву копыта вызывает выпрямление ноги (*разгибательный рефлекс*). Когда на лошадь сбоку оказывается давление, ближняя нога имеет тенденцию сгибаться, а дальняя распрямляется (*качательный рефлекс*, вызывающий перекрестную реакцию разгибателей). Давление на круп ведет к сгибанию или подгибанию пояснично-крестцового сочленения. Давление на пояснично-крестцовую область вызывает качок тазом вверх и вытягивание задней ноги; давление в области соединения груди и поясницы стимулирует дорсальный выгиб спины (*позвоночно-выгибательный рефлекс*).

**Таблица 3.1. Некоторые рефлексы лошади**

| Рефлексы глаз, ушей, носа и рта: | Рефлексы, обусловленные положением тела: | Различные другие рефлексы: |
|---|---|---|
| Пальпебральный (рефлекторное смыкание век) | Вестибулярный | Рефлекс поверхностного слоя тканей |
| Корнеальный (роговичный) | Тонический шейный (цервикальный) | Рефлекс брюшной кожной мышцы |
| Лакримальный (слезный) | Качательный | Перинеальный (промежностный) |
| Мигательный | Позвоночно-выгибательный | Локальный цервикальный (затылочный) |
| Сужение зрачка на свету | Лабиринтный | Сгибательный |
| Тонический глазной | Сегментарно-статический | Рефлекторный удар ногой |
| Рефлекс Прайера | | Рефлекторное взбрыкивание |
| Рефлекторное трясение головы | | Рефлекторный толчок задом |
| Сосательный | | Эякуляторный |
| Слюноотделительный | | Висцеральный (внутренний) спинномозговой рефлекс |
| Чихательный | | |
| Кашель | | |
| Цервикально-аурикулярный (шейно-ушной) рефлекс | | |

[3] Rooney 1971

*Лабиринтный рефлекс* отвечает за восстановление нормального положения тела, например, когда лошадь перекатывается по земле с одного бока на другой, а потом выравнивает голову и шею и ложится в грудной позе. *Вспомогательный* (*поддерживающий*) и *опорный рефлексы* тоже контролируют положение тела и координируют двигательную активность. Благодаря *сегментарно-статическому рефлексу* при отрыве одной ноги от земли другая нога в ответ выпрямляется, чтобы опереться.

Помимо описанных, существуют еще многие другие рефлексы. Например, *рефлекс поверхностного слоя тканей* заставляет кожные мускулы содрогаться от укуса насекомого. Тактильная стимуляция шерсти над реберной аркой вызывает сокращение кожных мышц, особенно боковых (*рефлекс брюшной кожной мускулатуры*); тактильная стимуляция тканей вокруг ануса вызывает *перинеальный* (*промежностный*) *рефлекс*. Он выражается в том, что сокращается сфинктер и хвост плотно прижимается к ягодицам (исключая период эструса или приближения родов у кобыл). Если постучать лошадь по шее между 3 и 5 шейными позвонками, произойдет контрактура (сокращение) местных мышц (*локальный цервикальный рефлекс*). Воздействие на дистальный отдел конечности вызывает *сгибательный рефлекс*. Если провести рукой вдоль задней ноги жеребенка, он рефлекторно отобьет ногой, в то время как сильное давление в области почек у очень юных жеребят приведет к взбрыкиванию. Гржимек в 1949 году обнаружил, что вышеописанные рефлексы пропадают у новорожденных жеребят на 8 день жизни. По мере взросления жеребцы во время садки могут демонстрировать рефлекторный толчок задом, который связан с сексуальной активностью и *эякуляторным рефлексом*. *Спинномозговой внутренний рефлекс* контролирует мочеиспускание и дефекацию.

## Двигательная активность

Судя по ископаемым, положение тела и движения лошади изменялись по мере эволюции и морфологических преобразований тела и конечностей[1]. Двигательные характеристики менялись одновременно с анатомией и физиологией. По мере увеличения размеров тела пропорционально изменялись размеры двигательного аппарата, который должен был обеспечивать стремительные движения[5]. Таким образом, движения современной лошади являются результатом миллионов лет эволюции. Редукция пальцев ног, завершившаяся тем, что остался лишь один средний палец, на который приходится вес тела, привела к соответствующим изменениям в структуре конечностей.

[1] Sondaar 1969
[5] Hildebrand 1987



Помимо удлинения костей и изменений в суставах, предотвращающих боковое движение, у лошади развились т.н. эластичные связки. Такие связки вкупе с максимальной гибкостью путового сустава в направлении вперед-назад дали эффект пого-стик («кузнечик», шест для прыжков: у основания снабжён пружиной, имеет перекладину, на которую встают ногами, и ручки; детская игрушка). Как правило, чем сильнее толчок (воздействие) на этот аппарат, тем сильнее отталкивание. Такой тип конечностей, очевидно, был лучше приспособлен для движения по твердому грунту, он повышал выносливость животного и позволил увеличить размеры его тела без потери скорости движения. Движение продолжает оставаться фундаментальной основой любой лошади.

Двигательная активность здоровых жеребят начинается через несколько минут после рождения и продолжает служить биологическим потребностям лошади всю ее жизнь. В лошадином мире мало что возможно без движения. Например, было обнаружено[6], что дикие лошади, за которыми велось наблюдение на границе между Вайомингом и Монтаной, иногда проходят в день от пастбища до источника воды до 16 км. Новорожденный жеребенок должен встать и двигаться в поисках молока матери, а старой лошади необходимо идти, чтобы раздобыть пищу и воду. Вскоре после рождения жеребенок уже в состоянии совершать с матерью путешествия на короткие расстояния. Молодые растущие лошади развивают скорость[7] более 65 км/ч на дистанции около 1 км. Расстояние в 32 км многие лошади могут преодолеть за 1 час; на западе Америки почтовые пони демонстрировали такую скорость и выносливость в 1860–1861 гг.

Нормальная двигательная активность лошади может быть ограничена физическими, химическими и психологическими факторами, а также физиологическими нарушениями, например травмой, инфекцией и отравлением. Активная лошадь, которой не дают двигаться вперед, часто начинает копать[8]. Копание в данном случае является замещающим действием. Отмечалось, что лошади, оправляющиеся после общего наркоза, предпочитают шагать, вместо того чтобы стоять, но в течение первых 30 минут их движения замедлены[9].

Область коры головного мозга, отвечающая за соматическую двигательную активность, занимает почти всю ростральную половину дорсальной поверхности полушарий головного мозга. Стимуляция этой области электрическим импульсом затрагивает четыре хорошо различимые двигательных области. Воздействие электродом спереди назад вызывает (а) контралатеральные движения

[6] Feist 1971
[7] Hildebrand 1959
[8] Odberg 1973
[9] Littlejohn 1970

верхней и нижней губы, (б) контралатеральное расширение ноздрей, (в) контралатеральные движения шеи и плеч, (г) контралатеральные движения конечностей[10]. Последняя область особенно важна для движения; такую двигательную активность координирует мозжечок. Лошади индивидуально могут быть левшами или правшами. В целом вид не имеет определенной склонности[11].

Двигательная активность осуществляется не только конечностями, но и шеей, головой, позвоночником и соответствующими мышцами. Различные части тела вкупе с вестибулярным аппаратом внутреннего уха влияют на постуральные (обусловленные положением тела) рефлексы. По сравнению с млекопитающими меньшего размера, позвоночник лошади на галопе выгибается только слегка; положение холки относительно земли остается сравнительно неизменным; круп слегка колеблется; длина тела от груди до ягодиц на движении изменяется умеренно[12]. Тем не менее, при движении карьером (13 м/с) угол наклона шеи может изменяться в пределах 28°, притом такая вариация возникает систематически (см. рис. 3.1).

В фазе подвисания шея начинает опускаться, затем она продолжает оставаться вытянутой в линию до тех пор, пока три ноги не коснутся земли. Когда задние ноги отталкиваются от земли, шея начинает подниматься, достигая




**Рис. 3.1.** Угловое смещение шеи на галопе в соответствии с периодами поддержки конкретных ног: LH – левая задняя нога; RH – правая задняя нога; LF – левая передняя нога; RF – правая передняя нога. (Rooney 1978)

[10] Breazile 1966
[11] Grzimek 1949b
[12] Hildebrand 1959



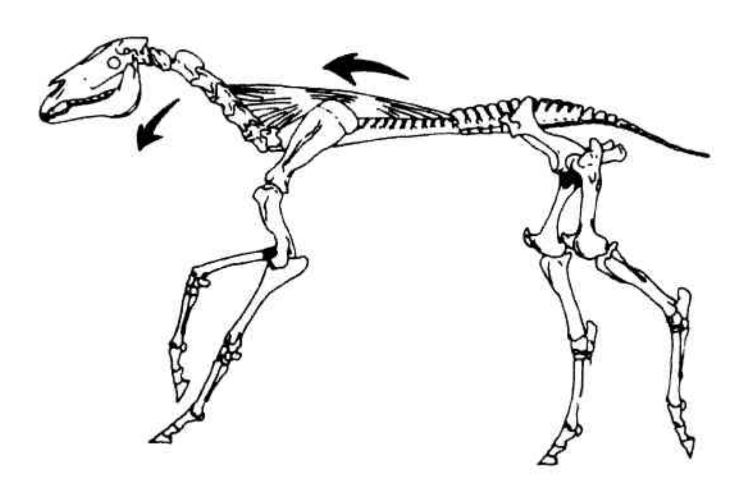


**Рис. 3.2.** На рисунке показана мускулатура, обеспечивающая движение тела лошади вперед и опускание шеи вниз. (Rooney 1978)

максимально высокого положения вскоре после того, как ведущая передняя нога отрывается от земли. Было выдвинуто предположение[13], что если мышцы, формирующие механически непрерывную систему от шейного до грудного отдела позвоночника (см. рис. 3.2), удерживают изометрическое сокращение, то при опускании шеи вниз, туловище будет в результате продвигаться вперед, способствуя прямолинейному движению лошади. Исторический обзор локомоторных исследований был сделан в работе[14].

По поводу биомеханики движения лошади предстоит еще многое выяснить. Современный уровень знаний по этой теме представлен в публикации[15].

## Аллюры

Специфические аллюры лошади отражают не только ее анатомические характеристики, но и баланс между затратами энергии и окружающей обстановкой. Шаг является самым экономным аллюром с точки зрения расхода энергии. Когда лошади требуется двигаться быстрее, она переходит на рысь или поднимается в кентер. Самый быстрый аллюр – карьер[16].

На поддержание естественного аллюра на любой скорости тратится минимально возможное количество энергии[17]; однако было замечено, что лоша-

[13] Rooney 1978
[14] Leach and Dagg 1983a,b
[15] Back and Clayton 2001
[16] Tricker & Tricker 1967
[17] Hoyt & Taylor 1981

ди переходили с рыси на галоп на скорости 4,1 м/с, тогда как галоп требует энергии на 13% больше, чем рысь[18]. Было обнаружено, что скорость движения возрастает при увеличении как частоты, так и длины темпа[19]; однако на галопе скорость увеличивается в первую очередь за счет длины темпа, тогда как частота остается почти неизменной. На основании этого факта исследователь сделал вывод, что переход с рыси на галоп происходит на максимально стабильной частоте темпа.

На основании данных одного исследования пришли к заключению, что лошади переходят с рыси на галоп на одном и том же уровне тяги вне зависимости, несут ли они дополнительный вес[20]; однако этот уровень тяги достигается на меньшей скорости, когда лошадь несет дополнительную нагрузку (3,3 м/с против 4,1 м/с). Исследователи сделали вывод, что опорно-двигательный аппарат регулирует переходы рысь/галоп так, чтобы поддерживать определенный фактор безопасности и избежать травм.

Шаг, рысь и галоп являются естественными аллюрами для лошади. Осаживание представляет собой шаг назад и демонстрируется редко. Такие аллюры, как бегущий шаг, медленная иноходь (хода) и иноходь появились у лошадей в процессе коннозаводческой селекции и тренировок, направленных на выработку таких движений для использования в спорте. Темп может быть как естественным, так и приобретенным. Предполагается, что градации темпа вырабатываются при переходе с одного аллюра на другой или при изменении скорости. Терминология, описывающая аллюры, сильно варьируется в зависимости от породы лошадей, конной ассоциации, использующей терминологию, и страны. Мы не будем пытаться в этой книге осветить их целиком.

*Шаг:* Для лошадей типичен диагональный шаг[21]. Все конечности движутся последовательно одна за другой. Схема движения: левая передняя, правая задняя, правая передняя, левая задняя. Поскольку каждое копыто становится на грунт отдельно от других, движение шагом осуществляется в 4 такта. Происходит чередование, во время которого вес тела лошади приходится на две или три конечности (см. рис. 3.3, *а*). При обычном движении отпечаток заднего копыта в той или иной степени перекрывает отпечаток переднего с той же стороны; уставшая лошадь делает шаги короче и перекрытия не происходит. На шагу лошади под седлом обычно имеют длину одного цикла движения (все четыре такта) 5,75 м и среднюю скорость приблизительно 6,5 км/ч[22]. Обычная частота движений от 0,6 до 1 в секунду[23].

[18] Farley & Taylor 1991
[19] Heglund 1974
[20] Farley & Taylor 1991
[21] Magne de la Croix 1936
[22] Grogan 1951
[23] Hildebrand 1965



Различные вариации шага можно наблюдать при боковом движении (см. рис. 3.3, *б*). При таком движении за первым перемещением передней ноги следует движение задней ноги с той же стороны, затем двигается вторая передняя, а за ней задняя нога с той же стороны.

*Рысь:* Рысь является двухтактным аллюром, при котором две диагональные передняя и задняя ноги работают параллельно и поднимаются и опускаются на землю синхронно (см. рис. 3.3, *в*).

Схема движения: левый перед + правый зад, правый перед +левый зад.

Рысь обеспечивает животному лучшее равновесие, чем иноходь. После каждого диагонального отрыва конечностей от земли следует фаза подвисания, затем пара конечностей приземляется и совершает новый толчок. Оживленная приподнятая рысь, наблюдаемая у жеребцов во время ритуальной демонстрации, называется *гарцевание.* Скорость рыси варьируется от 10 до14 км/ч; однако рысаки показывают среднюю резвость размашки до 50 км/ч. На рыси конечности сгибаются больше, чем на шагу.

*Иноходь:* Иноходь является другим двухтактным аллюром, при движении которым ноги с одной стороны двигаются в унисон (см. рис. 3.3, *г*). Как и при рыси, у иноходи в каждом движении есть два периода подвисания.

Схема движения: левый перед +левый зад, правый перед +правый зад.

Для большинства лошадей иноходь не является естественным аллюром. Скорость иноходи приблизительно равна скорости движения рысью.

*Галоп или кентер:* Кентер (см. рис. 3.3, *д*) является сокращенной версией галопа (см. рис. 3.3, *е*). Галоп и кентер изначально являются 3- и 4-тактными аллюрами. Диагональный или траверсальный галоп лучше всего дает представление о схеме постановки копыт лошади, нежели боковой или круговой галоп, характерный, например, для кроликов и гепардов.

Галоп может быть налево или направо, в зависимости от ведущей ноги:

**Схема движения с правой ноги:**
а) левый зад,
б) правый зад + левый перед,
в) правый перед.

**Схема движения с левой ноги:**
а) правый зад,
б) левый зад + правый перед,
в) левый перед.

При типичном движении кентером вторая и третья ноги соприкасаются с грунтом одновременно; на полном галопе задняя нога из этой пары становится на землю первой, таким образом, аллюр становится четырехтактным. Тело опирается на ведущую переднюю ногу, которая отрывается от земли последней.

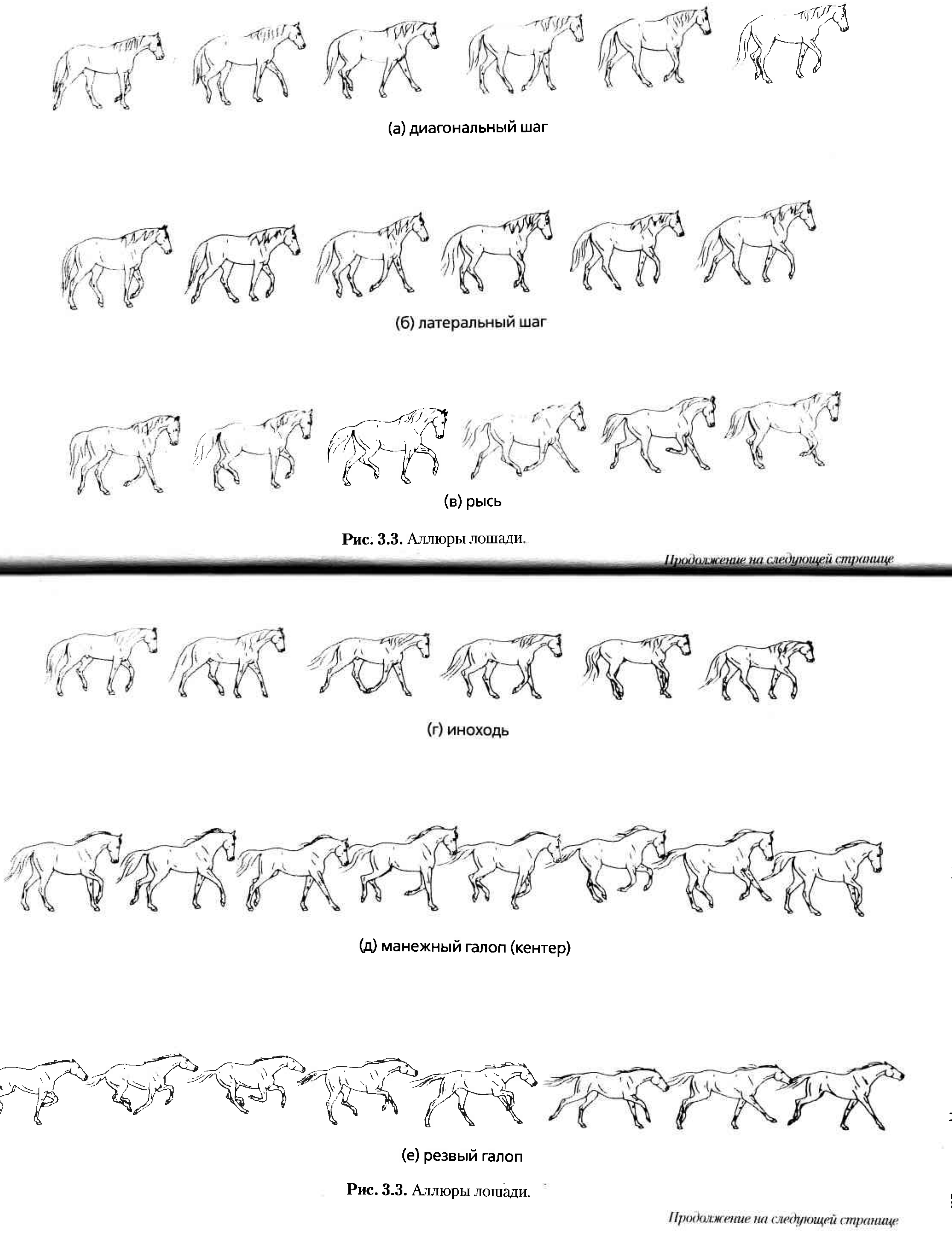



**Рис. 3.3.** Аллюры лошади.

*Продолжение на следующей странице*



**Рис. 3.3.** Аллюры лошади.

*Продолжение на следующей странице*

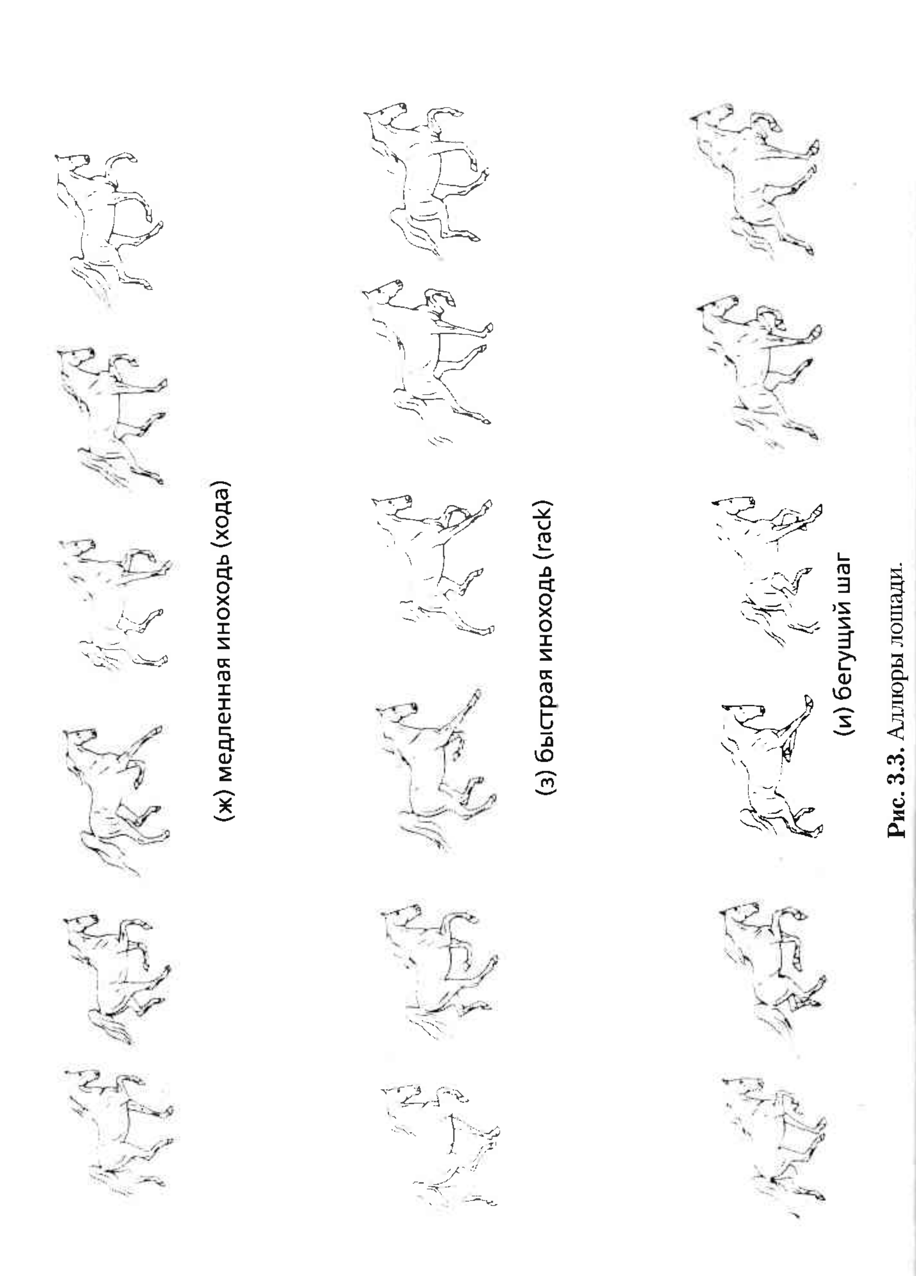



**Рис. 3.3.** Аллюры лошади.



Если лошадь отклоняется или поворачивает вправо, как правило, ведущей становится правая нога, а при повороте налево – левая. Смена ведущей ноги может происходить следом за контактом задней ноги с грунтом или, что происходит чаще, в фазе подвисания (менка в воздухе). При этом другая задняя нога опускается на землю первой. Лошадей часто учат менять ноги по команде. На свободе лошади меняют ведущую ногу в зависимости от направления движения, вероятно, для того чтобы избежать засечки и подержать равновесие; также они могут поменять ногу, чтобы дать ведущей конечности отдых[24].

Медленный галоп называется кентером. Когда лошадь на галопе замедляется или больше работает вверх, чем вперед, галоп становится вместо трехтактного четырехтактным, при этом вторая и третья ноги начинают опускаться на землю по отдельности одна за другой.

Средняя скорость движения кентером 16–19 км/ч. Более естественный галоп имеет скорость 26–29 км/ч. Максимальная резвость, продемонстрированная на скачках, составила 64–69 км/ч. Один темп галопа покрывает расстояние от 5,8 до 7,6 м, и при скорости в 56 км/ч лошадь совершает около 2,3 темпов в секунду[25].

*Медленная иноходь (хода):* Это искусственное движение, которому обучают пятиаллюрных лошадей для шоу по выводке (см. рис. 3.3, *ж*). Это очень живой, нерезвый, с рваным темпом (stepping pace – шагающая иноходь, разновидность медленной иноходи) аллюр. Несмотря на то что ноги с одной стороны отрываются от земли одновременно, задняя нога возвращается быстрее, чем высоко поднимающаяся передняя. Вес тела может приходиться на 1, 2 и на 3 ноги.

*Резвая иноходь (rack):* Этот аллюр называют также тёльт; у всех лошадей, кроме исландских, он является искусственным аллюром для шоу (см. рис. 3.3, *з*).

Схема движения аналогична шагу, но тёльт гораздо резвее и живее. Производится высокий подъем передних ног. Этот аллюр для лошади очень утомителен. Было замечено, что лошадь может совершать от 1,6 до 1,8 темпов в секунду на медленной иноходи и 2,0–2,1 при движении тёльтом[26].

*Бегущий шаг (шаг теннессийской лошади):* Это искусственный аллюр, вырабатываемый у теннессийских прогулочных лошадей. Самый резвый из четырехтактных аллюров для шоу, его скорость превосходит 32 км/ч. Аллюр имеет мягкие скользящие движения и характеризуется сильным выносом передних ног (см. рис. 3.3. *и*). Высокий живой подъем ног не является типичным, но при-

[24] Hildebrand 1959.
[25] Hildebrand 1959, 1977.
[26] Hildebrand 1965.

**Таблица 3.2. Этограмма некоторых видов движения и поз лошади.**

Баллотада
Бег с препятствиями (chase)
Бегущий шаг теннессийской лошади
Бить передней ногой
Боковой шаг
Бросок головой
Взаимный груминг
Взбрыкивание
Взбрыкивание с прыжком
Визжать
Вкапывание
Вращение глазами
Всасывать
Вставать задом
Втягивание пениса
Вытягивание головы
Вытягивание задней ноги
Галоп
Гарцевать
Глотать
Греться на солнце
Грызть
Два следа
Двигать верхней губой
Двигать нижней губой
Делать выпад
Делать садку на кобылу
Дефекация
Диагональный шаг
Дремать
Дрожь
Жевание
Задирать хвост
Зажимать хвост
Закидка
Засечка (сексуальное домогательство)
Зевание
Избегание-отступление
Изгибание шеи
Иноходь
Каприоль
Кататься
Качаться
Капель
Кентер
Кивание
Копать
Кружение
Крупада
Крутить хвостом
Крыса
Курбет
Левада
Лежать на груди
Лизание
Манипуляции языком
Мастурбация
Медленный шаг
Метить территорию (мочой и навозом)
Мигание
Мигание вульвой
Мочеиспускание
Навострить уши
Надуваться
Назогенитальные исследования
Назоназальные исследования
Направление табуна
Ожидание
Осаживание
Осматривать
Отдых на боку
Пассаж
Перекатывать языком
Пиаффе
Пинок задней ногой
Пируэт
Пить
Плавать
Поворот головы
Подергивание кожи
Подъем
Подъем задней ноги
Подъем передних ног
Понести
Постановка на запястья
Приближение
Прикуска
Принюхиваться
Пристально вглядываться
Пробовать пищу губами
Пронзительный крик
Прыжок
Разведение ушей в стороны
Ранверс
Расслаблять хвост
Расставлять задние ноги
Расширять ноздри
Ржать
Роды
Рыскать
Рысь
Сгибание головы
Сигнал тревоги
Следование
Совокупление
Сон
Сосать грудное молоко
Стон
Стоять
Тереться
Теснить
Тихо радостно ржать
Толкать
Толкать задом
Топать
Траверс
Тревога
Тряска головой
Трястись
Тянуть голову к другой лошади
Угроза головой
Угроза пнуть
Угроза ударить
Угроза укусить
Удар головой
Удар передом
Удлинение пениса
Укладка на землю
Укус
Флемен
Фырканье
Хватать зубами, пастись
Храпеть
Хрюканье
Чесаться
Чмокать губами
Шарахаться
Щелкать зубами
Щипок
Эрекция пениса
Эякуляция

(McCullough 1976, McDonnel & Haviland 1995, Bettina (von Goldschmidt) Hughes, Angela Glatthaar и др.)



ветствуется. Схема движения аналогична шагу, но шаги получаются гигантскими. Шея и голова кивают вверх-вниз в соответствии с выносом передних ног. Частота составляет 1,5–2,2 темпов в секунду[27]. Для того чтобы лошади поднимали и дальше выносили конечности, им на копыта надевают специальные «каблуки» до 15 см высотой. Эти приспособления крепятся на копытах цепями, которые травмируют ноги лошади. Сами копыта при этом сильно деформируются.

## Другие примеры движений

*Два следа:* Лошади могут совершать гораздо больше видов движений, чем описано выше (см. табл. 3.2). Например, на шагу или медленной рыси лошадь может переключиться с прямолинейного движения (след в след) на движение боком, которое в зависимости от угла называется движением в два следа. При боковом изгибе спины такое движение достигается в направлении сгибания (траверс или ранверс) или же по направлению изогнутой кривой к телу (плечом внутрь). При таких маневрах совершаются перекрещивающиеся шаги.

*Кружение:* Разворот на движении, особенно по маленькому кругу, может сопровождаться перекрещиванием ног. Развороты совершаются вокруг передних или задних (пируэт) конечностей. Во время выполнения пируэта передние ноги описывают больший круг, нежели задние[28].

*Пиаффе и пассаж:* Конечности могут двигаться с минимальным продвижением и даже без продвижения тела вперед. Когда лошадь делает высокие упругие подъемы ног, подобные рыси, оставаясь при этом на месте, это называется пиаффе. Похожие движения с небольшим парящим продвижением вперед называется пассаж (парадный шаг у древних греков).

*Плавание:* Во время плавания лошади совершают ногами похожие на рысь движения. Голова их приподнята, чтобы предохранить глаза и ноздри от попадания воды.

*Прыжок:* Лошади могут как перепрыгивать через высокие препятствия, так и совершать прыжки в длину, например, через овраг. В обоих случаях передние ноги приподнимаются над препятствием, тогда как животное продолжает движение вперед вплоть до финального толчка задними ногами (см. рис. 3.4, *а*). Отрыв от земли задних конечностей часто происходит в том же месте, где поднялись передние ноги[29]. Передние конечности сильно подгибаются к груди, затем последовательно или одновременно вытягиваются, тогда как задние ноги мгновенно сгибаются и проходят над препятствием. Во вре-

[27] Hildebrand 1965
[28] Seunig 1956
[29] Leach & Ormrod 1984

мя прыжка животное целиком находится в воздухе. Иногда лошади сворачивают задние ноги в одну сторону, максимально подгибая их. Несмотря на то что лошадь может совершить прыжок с любого аллюра, обычно прыжок на движении выполняется с кентера или умеренного галопа.

*Подъем на дыбы:* Это движение, когда зада лошади остаются на земле, а переда поднимаются в воздух (см. рис. 3.4, *б*). Двух лошадей, вставших грудь к груди на дыбы, называют *танцующими*. Контролируемое движение, при котором передние конечности сильно поджаты к груди, а позвоночник находится под углом 35-40° к земле, называется *левада* (см. рис. 3.4, *в*). Задние конечности при этом сильно подведены под корпус и согнуты. Чем сильнее сгибание, тем дольше лошадь может удерживать это положение. *Мезэр* представляет собой серию левад, комбинированных с продвижением вперед короткими мягкими прыжками, во время которых передние ноги на короткое время касаются земли вслед за резким приземлением задних конечностей.

Прыжок на месте и вверх называется *крупада* (см. рис. 3.4, *г*), тогда как похожий прыжок вперед и вверх задними ногами носит название *курбета* (см. рис. 3.4. *д*). После того как передние конечности соприкоснутся с землей, может быть выполнена серия прыжков. Подобные упражнения хорошо гимнастицируют лошадь и развивают мышцы и координацию движений. Следующие два прыжка на месте могут выполнять только очень хорошо подготовленные лошади. *Баллотада* (см. рис. 3.4, *е*) – высокий прыжок, во время которого ноги подгибаются, и задние конечности принимают положение готовности отбить назад. *Каприоль* (см. рис. 3.4, *ж*) отличается тем, что задние конечности резко отбивают назад[30].

*Взбрыкивание:* Внезапное выгибание спины с одновременным быстрым опусканием шеи и головы (см. рис. 3.4, *з*). Часто при этом лошади подпрыгивают или отталкиваются от земли (buck-jump – прыжок во время брыкания, см. рис. 3.4, *и*).

Обычно лошади с помощью таких движений стремятся избавиться от всадника. Лошадь может совершить серию прыжков в разных направлениях. Полные энергии, играющие на свободе, лошади тоже иногда демонстрируют взбрыкивание с последующим пинком.

*Лягание:* Удар одной или обеими задними конечностями, в то время как передние ноги сохраняют контакт с землей, является характерным для лошадей агрессивным действием. (см. рис. 3.5, а). Задние ноги (или одна нога) быстро сгибаются и подбрасываются вверх, в то время как вес переносится на передние конечности. В процессе шея может опуститься. Существуют также две модели сходные с этим движением: топанье передней или задней ногой по земле (см. рис. 3.5, б) и приподнимание задней ноги, с помощью чего кобыла блокирует доступ или отталкивает жеребенка от вымени. Оба этих движения могут быть достаточно сильными.


[30] Seunig 1956

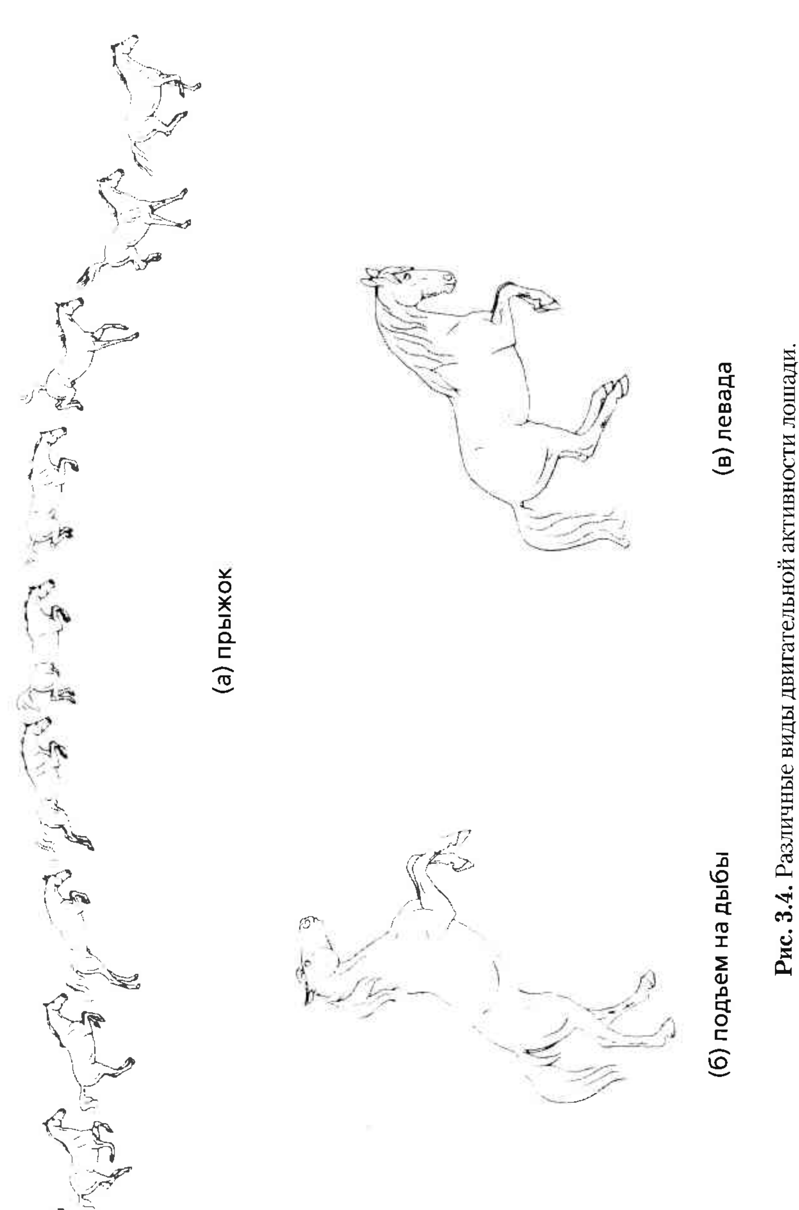



**Рис. 3.4.** Различные виды двигательной активности лошади.

*продолжение на следующей странице*

(г) крупада

(д) курбет

(е) баллотада

**Рис. 3.4.** Различные виды двигательной активности лошади.

*продолжение на следующей странице*



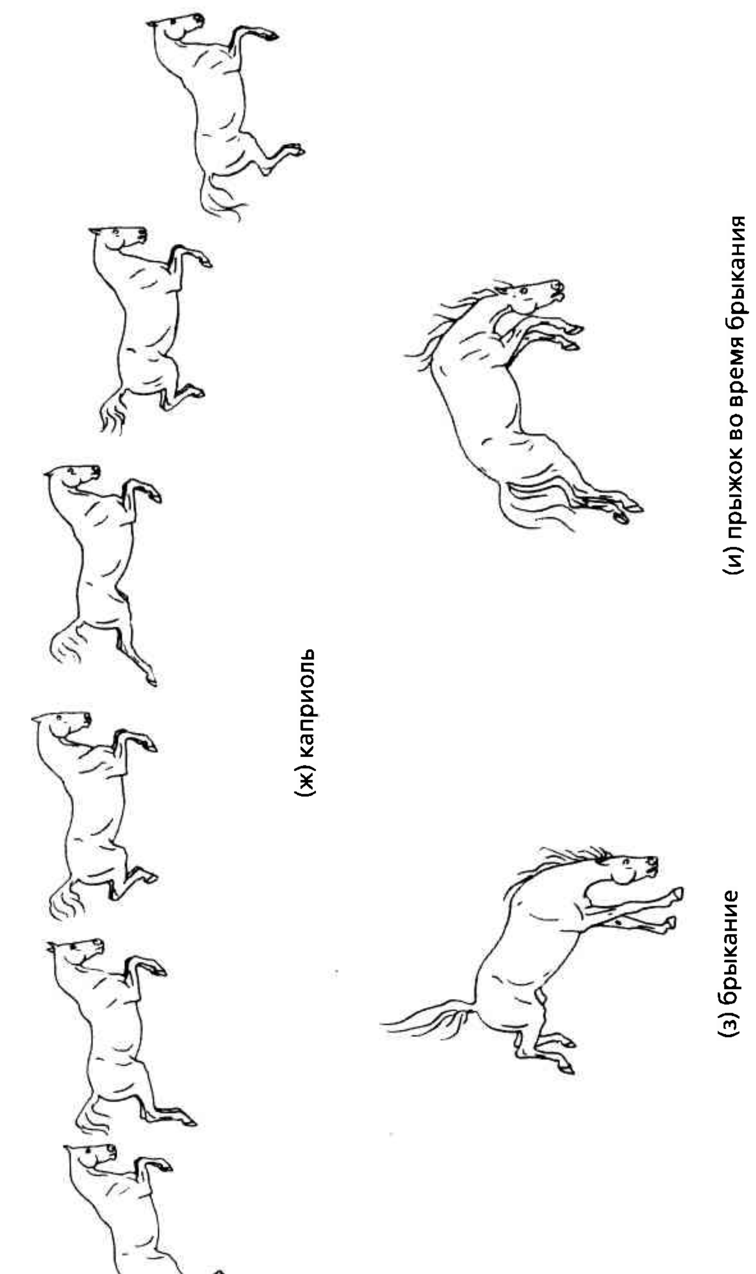



**Рис. 3.4.** Различные виды двигательной активности лошади.

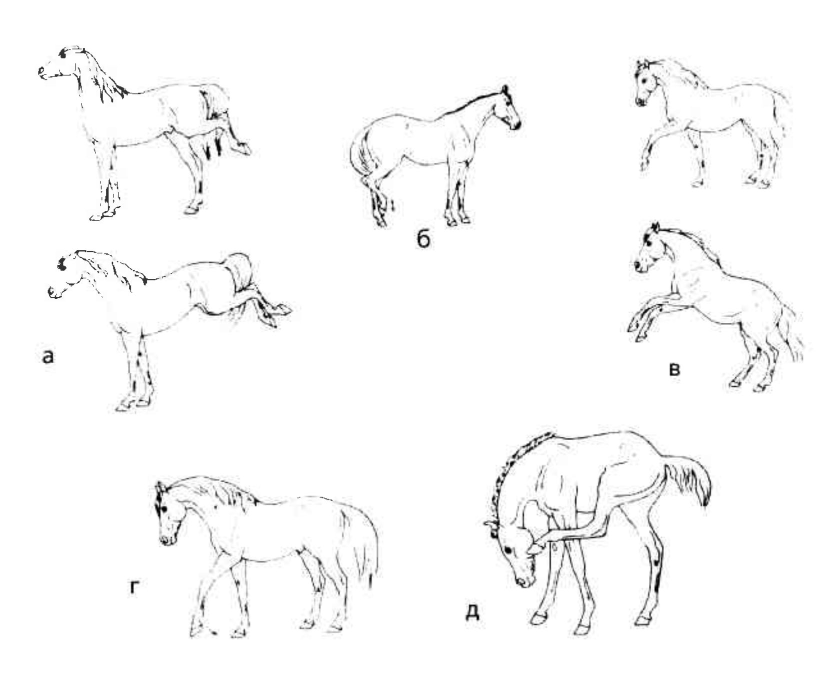



**Рис. 3.5.** Дополнительные движения конечностями:
(а) лягание, (б) топанье, (в) атака передом, (г) копание, (д) чесание.

*Атака передом:* Это быстрое движение одной или двумя передними ногами в направлении вперед (см. рис. 3.5, *в*). Целью является удар или угроза. Возможна атака при таком положении, когда одна из передних ног остается на земле. Шея обычно приподнята. Иногда лошади атакуют, встав на дыбы; когда две лошади совершают такие движения друг напротив друга, это называется боксинг (боксирование).

*Копание:* Это движение похоже на атаку передней ногой, но оно медленнее, и конечность больше загребает назад, как бы копая (см. рис. 3.5, *г*). Если лошадь совершает подобные действия при исследовании какого-либо объекта на земле, то нос ее обычно ориентирован на этот объект. Обычно это движение выполняется последовательно несколько раз. Битье копытом может сопровождаться копанием. Такое поведение считается замещающим, если лошадям не дают двигаться вперед[31]. Нога при копании может не полностью касаться земли, шея и голова обычно приподняты.

*Чесание задней ногой:* Это движение – чесание задней ногой – характерно для молодых лошадей и иногда некоторых взрослых, например пони (см.

[31] Ödberg 1973



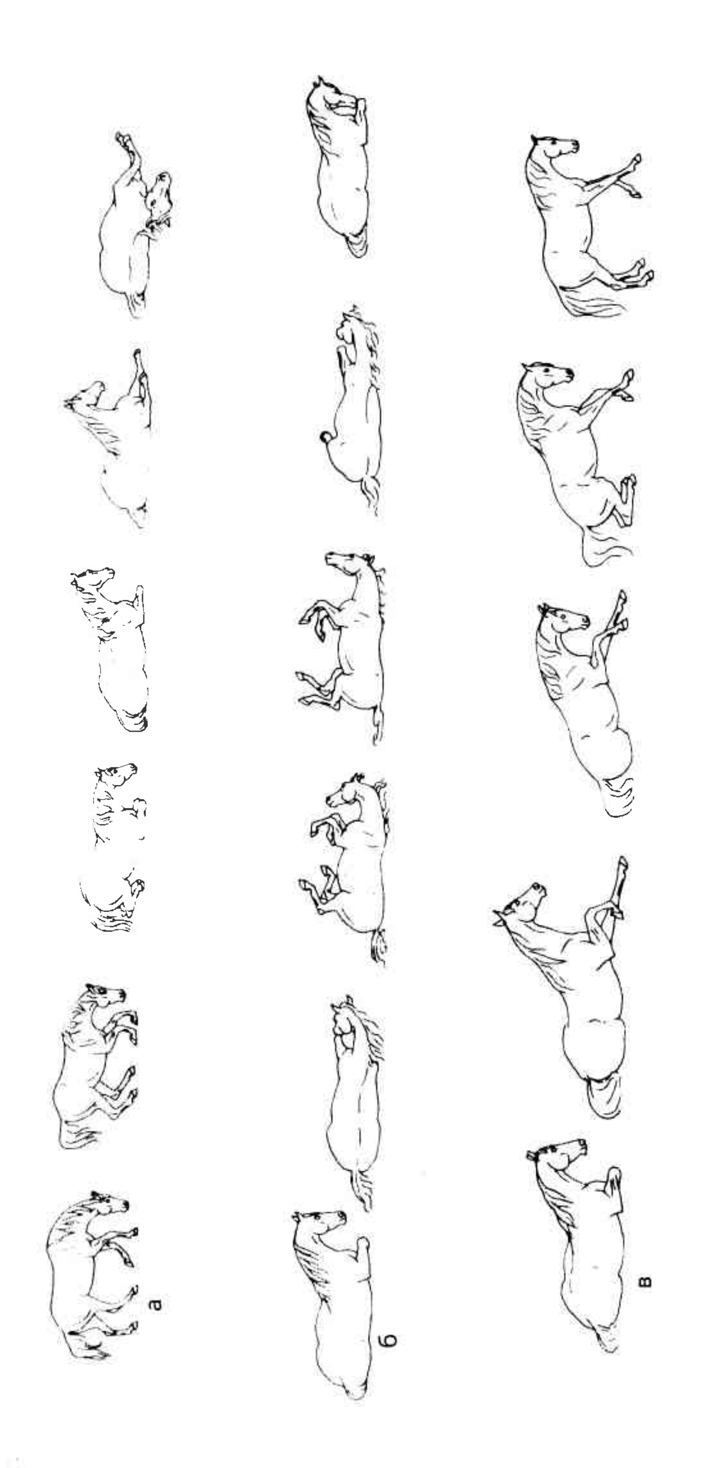



**Рис. 3.6.** Характерные движения при (а) укладке сначала на грудь, а потом на бок, (б) валянии и (в) подъеме на ноги.

рис. 3.5, *д*). Тело изгибается в одну сторону, и копыто задней ноги по стороне изгиба протягивается и чешет опущенную голову и шею.

*Наваливание:* Лошадь может навалиться на что-нибудь, чтобы сместить этот предмет. Например, с помощью шеи, плеча или бедра теснят других лошадей, а грудью они обычно выдавливают барьеры. Удар головой является вариацией наваливания.

*Укладка на землю:* Лошади укладываются на землю, совершая целый комплекс последовательных движений (см. рис. 3.6, *а*). Процесс начинается с обнюхивания грунта. Лошадь фыркает, кружит, топчется. Если она собирается кататься, вероятно, она будет копать землю. Затем передние конечности сближаются с задними, иногда движения напоминают пиаффе, голова низко опускается. Поставив ноги в удобную позицию, лошадь подгибает запястья. После того как предплечья опустились, голова вытягивается вперед. Вес тела отчасти приходится на подогнутые задние ноги.

Предплечья продолжают опускаться, голова вытягивается вперед. Когда запястья касаются земли, задние конечности сгибаются, шея приподнимается, и тело потихоньку опускается вниз. В данный момент лошадь оказывается в положении лежа на груди. Ее грудь и живот покоятся на земле, бока, шея и голова не касаются грунта. Конечности, за исключением одной задней ноги, подобраны под тело.

Лошадь может полностью улечься на бок. В этом случае она целиком ложится на одну сторону, вытягивает ноги, опускает шею и кладет голову на землю. Верхняя передняя нога, как правило, слегка вытянута вперед по сравнению с нижней, которая согнута в запястье и путовом суставе[32]. Полусогнутые задние ноги тоже чуть выдвинуты по отношению друг к другу.

*Катание по земле:* Лошади перекатываются через спину в лежачем положении, согнув и подняв ноги вверх (см. рис. 3.6, *б*). Голова и шея совершают вспомогательные движения, действуя как рычаг при резком перевороте туловища. Во время катания лошади иногда замирают на спине, направив морду вверх; они могут полностью перекатиться с одного бока на другой. Животные стараются почесаться спиной о грунт, выгибая при этом спину. Спустя несколько секунд они возвращаются в положение лежа на груди.

*Подъем из лежачего положения:* Подъем на ноги начинается из положения лежа на груди (см. рис. 3.6, *в*). Сначала вес переносится назад, шея поднимается. Грудные конечности одна за другой выставляются вперед, передняя часть тела отрывается от земли. После того как одна или обе передние ноги стабилизировались, шея опускается, помогая вынести вес вперед, зада выпрямляются и лошадь встает. В редких случаях жеребята сначала встают на задние ноги, совершая подъем в обратной последовательности.

[32] Littlejohn & Munro 1972



*Встряхивание:* Во время встряхивания поверхность тела, шеи и головы лошади быстро вращается и вибрирует. Встряхивание можно наблюдать после катания по земле. Всё тело животного сотрясается, отряхивая пыль и грязь с волосяного покрова. Локальная дрожь участка кожи происходит в ответ на раздражающее воздействие, например севшее насекомое. Насекомые, кружащие вокруг головы лошади, заставляют ее трясти головой.

*Почесывание:* Лошадь может чесать нижней челюстью запястье, а также почесываться всем телом о какой-либо объект. Во время взаимного груминга возможно облизывание и покусывание.

Движения ртом: Лошадь имитирует укус в сторону других лошадей, вытягивая шею и голову, открывая рот и обнажая губы. При контакте происходит *укус*. Продолжительный укус называется *захватом*. Ложный укус называется *угрозой*. Кобылы демонстрируют акустический вариант угрозы укуса, сопровождающийся характерным звуком, по отношению к своим подсосным жеребятам – *чмокание*[33]; заложив уши, кобыла поворачивает голову и шею к жеребенку, ее рот при этом резко открывается, издавая чмокающий звук. *Прикуска* – это упор верхними резцами в фиксированный объект, что вызывает напряжение мускулатуры шеи и головы.

Во время кормления верхняя губа помогает выбрать и захватить корм, резцы кусают и срезают траву, язык продвигает пищу в ротовой полости (осуществляются *манипуляции языком*), моляры и премоляры измельчают ее с помощью бокового движения нижней челюсти, в финале происходит глотание. Во время поедания грубого сухого корма некоторые лошади, содержащиеся в стойле, периодически погружают морду в воду и «*мочат сено*», действительно увлажняя пищу[34]. У некоторых лошадей вырабатывается привычка *перекатывать язык*. Они открывают рот, высовывают язык и совершают им различные движения, болтая из стороны в сторону.

Жеребята сосут, вытягивая голову и, как правило, поднимая ее горизонтально, слегка просовывая чувствительный сплющенный язык между резцами. Как только язык вступает в контакт с выменем или соской, жеребенок начинает сосать. Иногда новорожденные жеребята, перед тем как начать правильно сосать, делают сосательные движения в воздухе.

Молодые животные, демонстрируя покорность или испытывая тревогу в присутствии другого индивидуума, иногда начинают двигать челюстью вверх и вниз, оттянув уголки губ. Это почти беззвучное движение называется *клацанье, скрип зубов, щелканье, чавканье* и т.д. Оно означает подчинение.

*Движения головы:* Лошадь может совершать разнообразные движения головой, некоторые из них связаны с коммуникативным поведением.

[33] Crowell-Davis 1985
[34] Waring 1974

*Кивание:* Вертикальные колебания шеей, приводящие к изменению подъема головы, в т.ч. изгибание шеи. Некоторые лошади учатся делать моментальное вертикальное сгибание, удерживая голову внизу – *поклон.*

Когда лошади трясут головой, движения напоминают кивок, но они сопровождаются сгибанием и вытягиванием шеи. Также лошади могут совершать повторяющиеся, относительно медленные движения шеей из стороны в сторону (weaving – тканье, медвежья качка). При этом вес переносится с ноги на ногу.

*Флемен:* Голова поднимается, верхняя губа задирается вверх, обнажая десну (см. рис. 3.7). Такое движение характерно для многих млекопитающих, включая большинство копытных[35]. Лошади чаще всего демонстрируют флемен после того, как почувствуют незнакомый или возбуждающий запах. Голова вытягивается максимально вверх, верхняя губа сильно поднимается, открывая верхние резцы и десны. Чаще всего челюсти сжаты. Глаза и уши поворачиваются в стороны[36]. В передней части глаза появляется мигательная перепонка. На пике движения голова занимает практически горизонтальную позицию. Менее чем через минуту голова и морда принимают обычное положение.

*Зевание:* Зевок (см. рис. 3.8) начинается с расслабления головы как в положении стоя, так и лежа. Рот начинает открываться, во время подъема и вытягивания головы лошадь делает глубокий вдох. Она вращает глазами и закрывает или слегка прикрывает их, когда зевок достигает кульминации. Приподнятая голова иногда немного поворачивается. Когда рот широко открыт, нижняя челюсть может совершать боковые движения из стороны в сторону, расслабленные уши сдвигаются вперед. Зевок завершается и следует выдох[37].

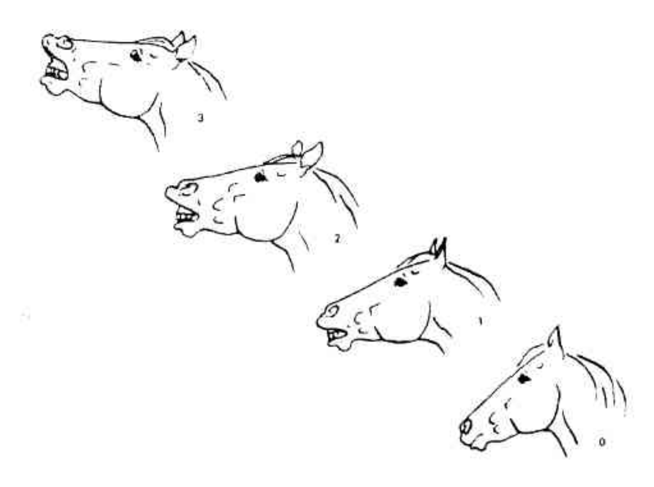


**Рис. 3.7.** Последовательность выполнения флемена. (Dark 1975)

[35] Schneider 1930; 1931; 1932a, 1932b; 1934
[36] Dark 1975



*Потягивание:* Потягивание какой-либо частью тела производится наиболее часто или путем подъема и вытягивания назад выпрямленной задней конечности, нередко при подъеме и опускании спины, или путем подъема и вытягивания головы и шеи. Такие движения часто совершаются после зевания или после отдыха.

*Глаза и уши:* У лошади могут двигаться глаза и веки. Глазные яблоки опускаются вниз или каудо-вентрально, открывая белую ткань склеры над пигментированной радужной оболочкой. Когда лошадь вращает глазами, мигательная перепонка иногда сдвигается вперед, частично закрывая пигментированную радужку. Несмотря на то, что мигательная перепонка может быстро подниматься и опускаться, обычно лошади мигают веками.

Уши могут совершать разнообразные движения, контролируемые комплексом взаимодействующих ушных мускулов[38], количество которых достигает 15. Когда уши стоят *торчком*, они находятся в вертикальной позиции и развернуты вперед. Если лошадь *закладывает* уши, она отводит их назад, разворачивает горизонтально вниз и прижимает к верхней части шеи. Уши могут вращаться независимо и разворачиваться на 180° по отношению друг к другу.

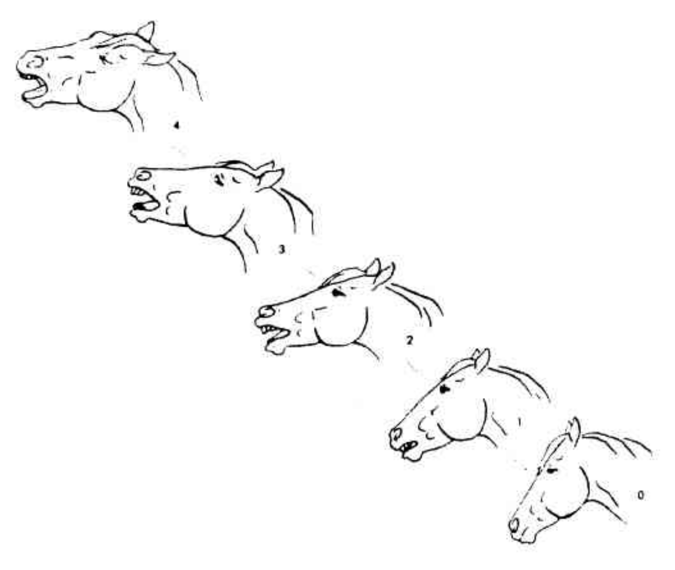


**Рис. 3.8.** Последовательность процесса зевания. (Dark 1975)

[37] Dark 1975
[38] Sisson & Grossman 1953

Ноздри сужаются или расширяются в зависимости от физического и психического состояния лошади.

Поза, при которой лошадь опустила шею, вытянула голову, заложила уши и движется вперед, называется *угрожающей*. Когда лошадь качает шеей из стороны в сторону, говорят, что она *рыскает*. Такое движение обычно делают жеребцы, когда они направляют других лошадей (*управление табуном, стабунивание*), в ответ на него сородичи могут отреагировать *избегательным отступлением*.

*Хвост:* Движения хвоста (размахивание, прижимание, подъем) осуществляется за счет взаимодействия 5 хвостовых мускулов. Эти движения будут рассмотрены подробнее далее.

## Влияние дистанции на реакции лошади

Как у большинства млекопитающих реакция лошади на раздражение имеет пространственные характеристики. Например, при появлении незнакомца лошадь может оставаться на месте, пока он находится на расстоянии в 100 м, но если он подойдет ближе, лошадь обратится в бегство. С помощью ситуационного тестирования можно измерить реактивное расстояние конкретной лошади (обычно оно измеряется в линейной дистанции).

Реакция индивидуального животного в сходных обстоятельствах может быть аналогичной той, которая наблюдается у других лошадей, имеющих такой же статус. Но если обстоятельства изменяются, например, индивидуальное животное было обучено чему-либо, либо меняется раздражитель (например, неизвестный объект приближается с другой скоростью), линейная дистанция может существенно варьироваться. Фиксирование скорости реакции конкретной лошади на тот или иной раздражитель позволяет узнать, как она реагирует на окружающую среду – какие факторы влияют на нее, насколько чувствительна лошадь к определенным типам раздражителей и не чувствительна к другим. Это помогает понять, как с ней обращаться, или какой негативный опыт она имела в прошлом[39]. Информация о реактивном расстоянии может формировать основу для нечетких правил, используемых в компьютерном моделировании поведения социальных групп лошадей с помощью адаптивных размытых систем[40].

Если измерить нервный сигнал, поступающий от рецепторов, можно оценить *дистанцию восприятия* – расстояние, на котором лошадь впервые замечает раздражитель. Проще оценить *расстояние исследования* – дистанцию,

[39] Waring 1985, 2000.
[40] Waring и др. 1995, Danhof и др. 1995, Wainer и др. 1995.



на которой лошадь первый раз демонстрирует любопытство. Это поведение бывает практически неуловимо; например, пасущаяся лошадь может лишь повернуть в направлении раздражителя ухо или глаз. *Расстояние исследования* может быть приблизительно равно *расстоянию восприятия*. По мере приближения раздражителя лошадь, как правило, поднимает шею, разворачивает голову лицом по направлению к объекту и настороженно исследует его. Это *расстояние тревоги*.

Если незнакомец продолжает приближаться, лошадь начинает отступать. Это *дистанция бегства*. Когда чужак не выказывает агрессии, лошадь лишь избегает его и сохраняет определенную дистанцию. Это *расстояние уклонения*. Однако если непрошеный гость приближается слишком быстро или выглядит подозрительно, последует бегство, интенсивность которого зависит от индивидуальных характеристик лошади, раздражителя и обстоятельств (находится ли лошадь в группе или она одна и т.д.). Если дистанция между раздражителем и лошадью увеличилась в достаточной степени, и непосредственной опасности больше нет, лошади, как правило, останавливаются (*дистанция прекращения бегства*).

Когда у лошади нет возможности спастись бегством (например, она зажата в угол, привязана, или это кобыла с жеребенком), она может начать проявлять агрессию по отношению к приближающемуся чужаку. Это *защитная дистанция*. Она варьируется в зависимости от ситуации, но, как правило, составляет 1–2 метра. Существует еще одна дистанция, на которой лошадь может проявить агрессию – *дистанция атаки*. Это дистанция, на которой животное первым атакует и входит в физический контакт с другой лошадью.

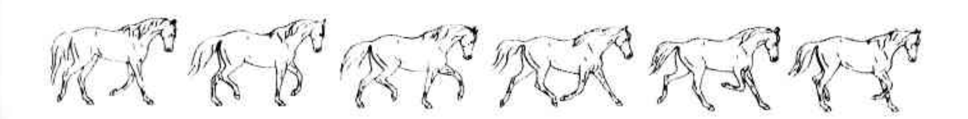
Расстояние, на котором любопытствующая лошадь подходит к заинтересовавшему ее объекту, останавливается и внимательно осматривает его, не прикасаясь, называется *дистанцией сближения*. Эта дистанция может варьироваться в зависимости от мотивации и опытности лошади, качественных характеристик раздражителя, пространства для бегства и других факторов. Некоторые лошади, увидев приближающегося компаньона или хозяина, демонстрируют подчинение; расстояние, на котором отчетливо возникает это выражение, называется *дистанция подчинения*.

Когда лошадей содержат группой, они предпочитают сохранять свое персональное пространство. Это достигается путем соблюдения *индивидуальной дистанции* между соплеменниками. Эта дистанция варьируется в зависимости от контекста окружающей обстановки, расположения животных по отношению друг к другу и их взаимоотношений. Когда лошади чувствуют тревогу, они сближаются гораздо плотнее, нежели когда спокойно пасутся.

Существует расстояние и между социальными группами. Это расстояние называется *групповой дистанцией*. Члены одной группы разбредаются на паст-

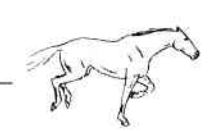
бище, не уходя друг от друга окончательно. Наибольшее удаление в этом случае называется *максимальной социальной дистанцией*. Новорожденный жеребенок и его мать держатся близко друг к другу, за счет усилий как матери, так и жеребенка. По мере взросления расстояние между ними постепенно увеличивается, пока, наконец, жеребенок не станет полностью самостоятельным и не прекратит сосать материнское молоко.

# Часть II



# Развитие поведенческих моделей

# 4 Онтогенез поведенческих моделей



Развитие поведения начинается задолго до рождения и продолжается непосредственно сразу после родов. Учитывая, что лошади являются зрелорождающимися животными, совсем неудивительно, что новорожденный жеребенок обладает внушительным набором поведенческих и двигательных навыков.

## Внутриутробное развитие

После рождения жеребенок демонстрирует поведенческие модели, которые выработались у него во время периода внутриутробного развития, равного приблизительно 340 дням. К 90 дню зародыш достигает размеров около 12 см, его конечности и копыта уже хорошо сформированы. С 3 месяца беременности движения эмбриона можно увидеть с помощью УЗИ; по мере протекания беременности и развития плода они становятся все более сложными. Наблюдаются периоды маточной активности и отдыха. Зародыш демонстрирует пик своей активности за 3 дня до рождения и принимает позу для родов[1].

В свободно пасущихся табунах рождение жеребят обычно происходит поздней весной, но выжеребка случается и в другое время года. В суровом климате жеребята редко появляются на свет зимой. При конюшенном содержании зимняя выжеребка не является чем-то необычным, так как роды происходят в деннике. Поскольку возраст лошадей, родившихся в течение года, приравнивается к рождению 1 января, многие конные ассоциации, проводящие состязания молодых лошадей, стимулируют появление на свет жеребят в начале года, вопреки природе. Таким способом они получают преимущество в возрасте по сравнению с животными, родившимися в середине или в конце года, которые все равно попадают в одну возрастную группу с теми, кто родился в январе и феврале.

Во время родов передние ножки жеребенка появляются вскоре после разрыва хорио-аллантоисной мембраны. В это время стимуляция передних ножек

[1] Fraser и др. 1975

может вызвать определенную двигательную реакцию жеребенка. Но когда тело новорожденного проходит внутри материнского таза, оно подвергается значительному давлению за счет сокращений матки. В этот период родов ответная реакция жеребенка ослабевает, он перестает отвечать даже на болезненные стимулы, пока не появятся его бедра[2]. Копыта новорожденного обычно пигментированы, хотя они покрыты временной, мягкой, лишенной пигмента оболочкой (перинихиум), которая образовывается на копытах во время беременности[3].

Через несколько секунд после того как тазовый пояс жеребенка покидает родовые пути кобылы, новорожденный поднимает голову и шею и принимает грудную лежачую позу. Если плодовый пузырь к тому моменту еще не прорвался, он разрывается, и жеребенок начинает дышать самостоятельно. Сначала голова держится еще не твердо, но постепенно жеребенок находит правильную позицию. Его глаза раскрываются, уши остаются заложенными назад либо пассивно свешены вбок. Хвост поджат и закрывает перианальную область.

Новорожденный чистокровный жеребенок весит 38–62 кг, его частота дыхания составляет 65±6,5 вздохов в первую минуту после рождения, ректальная температура колеблется от 37,1 до 38,9 °C, пульс около 69 ударов в минуту. Когда он начинает делать попытки встать, сердцебиение учащается и может достигнуть 200 ударов в минуту, потом оно стабилизируется до 96, что в 2 раза больше, чем у взрослой лошади. Через час после рождения здоровый жеребенок делает 34 вдоха в минуту (взрослая лошадь около 12). Средняя температура тела 38 °C[4].

В дополнение к выпрямительному рефлексу, действие которого новорожденный демонстрирует сразу после рождения, первые движения жеребенка являются реакцией на ограничения, оказываемые плодной оболочкой и материнскими родовыми путями, удерживающими его задние ноги. Если кобыла продолжает оставаться в лежачем положении, жеребенок вытягивает передние ножки и отползает от нее. Эти движения высвобождают его задние ноги из родовых путей матери и, как правило, приводят к обрыву пуповины[5].

Жеребенок продолжает двигаться обычно с перерывами. Освободившись от ограничений, он предпринимает попытки подняться на ноги. Спустя 15 минут после рождения он начинает отрывать от земли грудину, упираясь вытянутыми передними конечностями в землю. Во время первоначальных попыток встать задние ноги остаются пассивными. Обычно проходит еще 30 минут, пока тазовые конечности окончательно сгибаются и помогают приподнять тело над землей. Если кобылу с жеребенком потревожить, они встанут быстрее.

[2] Rossdale 1967a
[3] Pollitt 1995
[4] Rossdale 1967b, 1968a, 1969
[5] Waring 1970a



Спустя 25 минут после родов движения глаз и головы жеребенка свидетельствуют о том, что он способен четко бинокулярно ориентироваться. Зрачок жеребенка, родившегося 10 минут назад, под действием света сужается, при вспышке фотоаппарата голова новорожденного отдергивается[6]. Обычно слуховая ориентация становится очевидной спустя 40 минут после рождения, когда уши начинают разворачиваться независимо друг от друга в направлении звука. Еще перед тем как встать на ноги, жеребенок исследует окружающий мир с помощью глаз, ушей и носа. Вскоре после родов кобыла начинает тактильно и голосом стимулировать жеребенка[7].

Основываясь на данных исследований, проведенных с 249 чистокровными жеребятами, ученые пришли к выводу, что в среднем новорожденные жеребята встают на ноги спустя 57 минут после рождения[8]. Показатели варьировались от 15 до 165 минут, но большинство новорожденных встали через 40–60 минут (см. рис. 4.1). Среди 127 жеребят, исследованных в 1982 году, новорожденные кобылки вставали первыми в среднем через 53,6 минуты, тогда как жеребчики через 70,6[9]. Анализ замедленной съемки показал, что первоначально жеребята встают, сильно расставив ноги, с отведенными назад тазовыми и сильно выставленными под углом 50° грудными конечностями[10]. Голова находится под углом около 40° к шее,

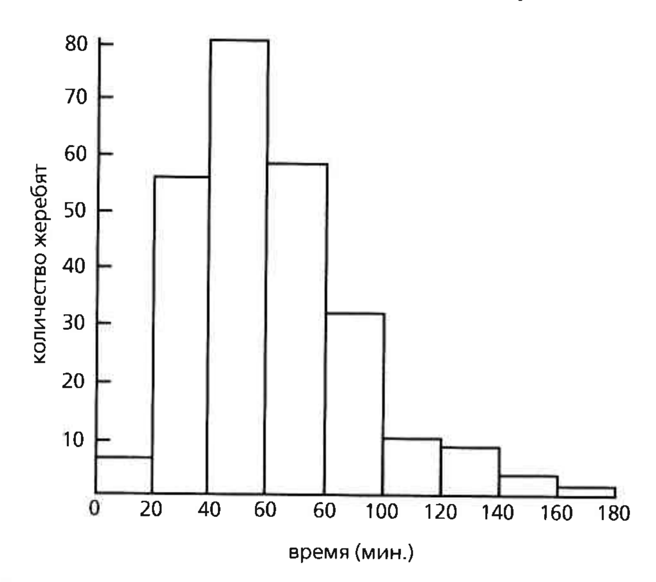



**Рис. 4.1.** Время, прошедшее от момента рождения до первого подъема на ноги (исследовались 249 чистокровных жеребят). (Rossdale 1967a)

[6] Rossdale 1967a
[7] Waring 1970a
[8] Rossdale 1967a
[9] Campitelli 1982
[10] Waring 1970a

а поверхность спины под 45° по отношению к морде. Чтобы поддерживать равновесие, жеребенок меняет положение шеи и часто переступает конечностями.

Движения вперед, вбок и назад первоначально осуществляются за счет приставления разведенных конечностей. Эти движения похожи на шаг с небольшим сгибанием суставов. В течение следующего часа они совершенствуются, улучшается координация, жеребенок начинает ходить свободнее.

Спустя несколько минут после рождения можно вызвать сосательный рефлекс, дотронувшись до рта жеребенка. Тактильная стимуляция передней половины головы инициирует и поддерживает поиск вымени и сосательную активность. Наблюдатели отмечают, что даже без тактильной стимуляции как поднявшиеся на ноги, так и лежащие на груди жеребята иногда делают спонтанные сосательные движения спустя 31–60 минут после рождения.

Губы и язык принимают специфичную форму, жеребенок издает чмокающие звуки, его голова вытягивается и раскачивается из стороны в сторону, рот приподнят.

Во время исследования окружающей обстановки, которое предшествует сосанию материнского молока, жеребенок фыркает и облизывает соседние предметы, например, переднюю ногу матери, ее брюхо, перианальную область и все, что оказывается в поле его досягаемости.

Успешное сосание зависит от желания кобылы стоять неподвижно и способности жеребенка сначала подняться на ноги, а затем найти материнский сосок. Некоторые кобылы встают так удачно, что новорожденному жеребенку бывает достаточно просто вытянуть голову, чтобы наткнуться на вымя и начать кормиться. Такие счастливые жеребята начинают сосать вскоре после того как встанут на ноги. Иногда жеребята путаются у матери в передних ногах и неумышленно оттягивают начало первого кормления. В других случаях уставшая кобыла сама отстраняется, когда жеребенок пытается приблизиться к чувствительной зоне вымени. В последнем случае необходимо вмешательство человека, чтобы не дать кобыле уйти и помочь жеребенку найти сосок. Было обнаружено, что жеребята, рожденные в деннике, начинают сосать спустя 35–420 минут после рождения[11]. В среднем этот отрезок времени равен 111 минутам (см. рис. 4.2). Жеребята предпринимают периодические попытки сосать; другие исследования, проводимые среди лошадей, живущих на свободе, дали аналогичные показания[12].

После того как жеребенок один раз смог успешно пососать молоко, он с каждым разом все легче будет находить вымя матери. Иногда жеребята сосут из разных сосков по очереди, не изменяя при этом своей позиции сбоку от матери. Обычно они подсовывают голову между боком и задней ногой матери.

[11] Rossdale 1967a
[12] Tyler 1969, Waring 1970a, Boyd 1980



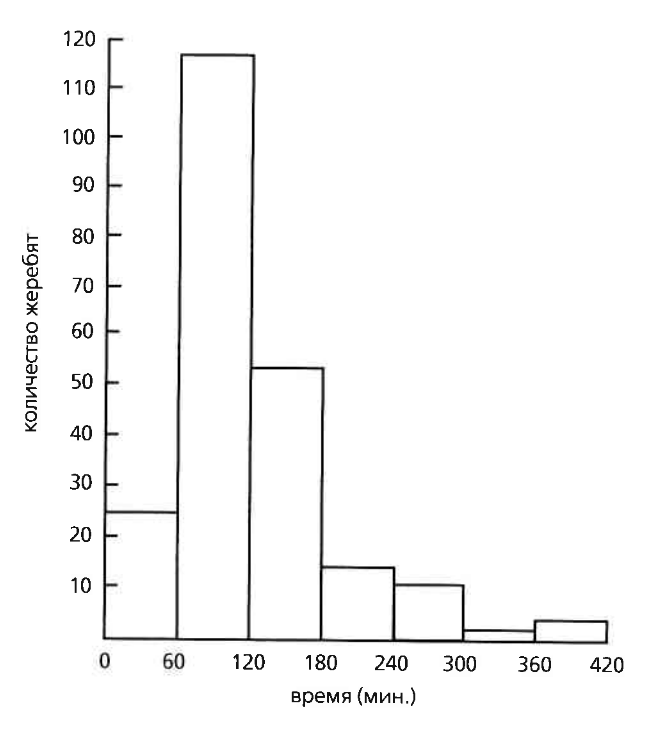



**Рис. 4.2.** Промежуток времени между родами и первым кормлением (по данным наблюдений за 245 жеребятами). (Rossdale 1967a)

Промежутки между кормлениями варьируются от 10 до 90 минут в течение суток. Было обнаружено, что искусственно вскармливаемые жеребята выпивали за одно кормление 300–400 мл молочной смеси, сходной по составу с кобыльим молоком[13].

Дефекация может произойти через час после рождения, если жеребенок смог успешно встать; мочеиспускание совершается через несколько часов в типичной позе, зависящей от пола новорожденного. Во время дефекации жеребенок расставляет задние ноги, приподнимает хвост под углом 40° или выше и опускает круп, отставив анальную область назад. Нередко наблюдаются потуги для испражнения твердых катышков.

Первые попытки лечь часто заканчиваются тем, что новорожденный резко падает, однако, несмотря на это, в первые часы после рождения жеребята могут пробовать медленно согнуть близко поставленные ноги и сначала встать на запястья. Иногда уставшие жеребята отдыхают стоя. По мере улучшения координации попытки лечь все чаще оканчиваются успехом. После того как

[13] Drummond 1973

жеребенок один раз опустится на землю самостоятельно, он уже с готовностью и успешно начинает вставать.

Новорожденные жеребята редко издают звуки. В течение первого часа после рождения обычно можно услышать слабое тихое ржание и визг, если они устали или испытывают физическую боль. В дальнейшем жеребенок и мать начинают активно «переговариваться», причем кобыла разговаривает больше.

Спустя час после рождения жеребенок уже хорошо держится на ногах, исследует окружающий мир, ходит, ищет защиты у матери, активно вырывается, если его удерживают, а также может испражняться и издавать звуки (см. рис. 4.3).

В течение второго часа после рождения жеребенок начинает следовать и держаться ближе к матери, прижимается к ней и прячется за нее, увидев приближение других лошадей. Создается ощущение, что он сопереживает матери, если та испытывает дискомфорт, например – во время отхода последа и околоплодного пузыря. Если кобыла лежит и испытывает страдания, жеребенок может без устали кружить вокруг нее, вторя ее стонам тихим ржанием. Такое поведение является индикатором первичной социализации (социальное запечатление, импринтинг)[14].

Спустя несколько часов после рождения жеребенок сначала впадает в легкую дремоту, а затем крепко засыпает. Сон составляет большую часть жизни новорожденного. Жеребята спят, распростершись или лежа на груди, если же

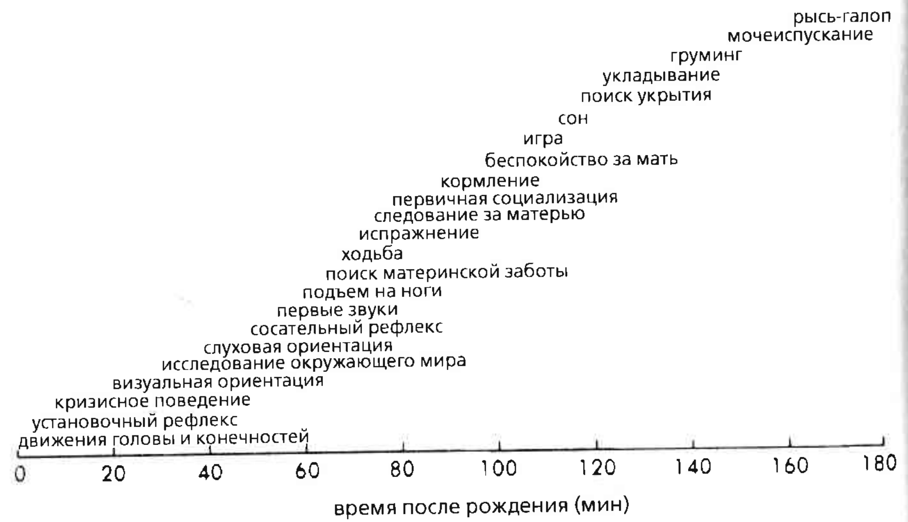



**Рис. 4.3.** Послеродовая активность жеребенка. (Waring 1970a & Reed 1980)

[14] Waring 1970a, 1970b



они не могут лечь, то спят стоя с закрытыми глазами и шеей, опущенной горизонтально. В исследованиях уэльсских пони отмечалось, что в первую неделю жизни 32% дневного времени жеребята проводят лежа на боку[15].

К концу второго часа после рождения жеребята начинают демонстрировать страх перед незнакомыми объектами; но, чувствуя себя в относительной безопасности из-за близости матери, жеребята продолжают исследовать окружающий мир. Они рано начинают сопротивляться физическому ограничению и сдерживанию; но даже с самых первых часов жизни можно начинать учить их терпеть подобные манипуляции. Жеребят уводят от матери на некоторое расстояние, где они с большей уверенностью демонстрируют исследовательское поведение. По мере взросления они начинают терпимо относиться к сдерживанию[16].

К исходу второго часа жизни жеребята могут свободно ходить, сосать молоко, следовать за матерью, издавать звуки, общаться с матерью и искать укрытия рядом с ней.

Спустя еще несколько часов жеребята начинают отгонять насекомых, кусая себя за бока, размахивая хвостом и конечностями. Они мочатся в типичной позе, легко рысят и галопируют, демонстрируют игривость, пробуют на зуб разные предметы, например сено, траву, ветки и навоз. Было проведено наблюдение за тем, как новорожденный жеребенок щипал траву в общей сложности 15 минут, в то время как у его матери 40 минут отходил послед[17]. В первый день жизни жеребята могут начать валяться, чесаться, тереться, делать флемен, зевать, клацать зубами, возможно, плавать. Наблюдали однодневного жеребенка, плывущего на глубине 1,2 м вслед за матерью[18].

## Послеродовое развитие

В ранний послеродовой период поведение жеребят приобретает большую ритмичность. Например, промежутки между кормлениями становятся более регулярными; подобно другим поведенческим характеристикам, с возрастом порядок кормления изменяется. В течение первой недели частота дневного кормления составляет 4 раза в час[19]. В дальнейшем частота уменьшалась; однако продолжительность кормления оставалась сравнительно стабильной, сократившись несущественно (см. рис. 4.4). К шестой неделе жеребята сосали молоко в среднем дважды в час; к пятому месяцу частота снизилась до одного кормления в час.

[15] Crowell-Davis 1994
[16] Waring 1970b
[17] Tyler 1969
[18] Ford & Keiper 1979
[19] Tyler 1969

Дальнейшие исследования подтвердили эти данные[20]. Наблюдения за камаргами показали, что в течение первых 8 недель жеребчики сосут на 40% больше времени, чем кобылки; различия в весе тела не сильно зависели от пола, но жеребчики меньше паслись и проявляли большую активность[21]. Далее отмечалось, что жеребята, чьи матери получали полноценный рацион, сосали в среднем на одну минуту дольше, чем отпрыски кобыл, которые питались скудно[22]. Этот факт предрасполагает к дальнейшему размышлению на данную тему; однако невозможно точно предсказать количество молока, потребляемого жеребенком, ни по продолжительности кормления, ни по его частоте и другим наблюдениям за поведением[23].

Не только жеребята регулируют кормление; кобылы своим поведением и позой также могут стимулировать или пресекать попытки жеребенка. В течение большей части периода лактации кобылы редко ограничивают кормление с помощью агрессивных жестов, обычно они просто отходят или поднимают заднюю ногу, заслоняя вымя и отталкивая жеребенка. Однако в поздний период возможны различные вариации агрессии, такие как угрозы и укусы, которые становятся все более очевидными. Отмечалось, что кобылы чаще самостоятельно прекращают кормление в раннюю и позднюю стадию лактации; тогда как в средний период в 60% случаев кормление прекращалось по инициативе жеребенка[24]. Некоторых жеребят, содержащихся в денниках, можно наблюдать рутинно сосущими молоко, стоя у какого-то определенного бока матери (правого или левого), на пастбище те же самые пары не демонстрировали предпочтения к той или иной стороне[25].

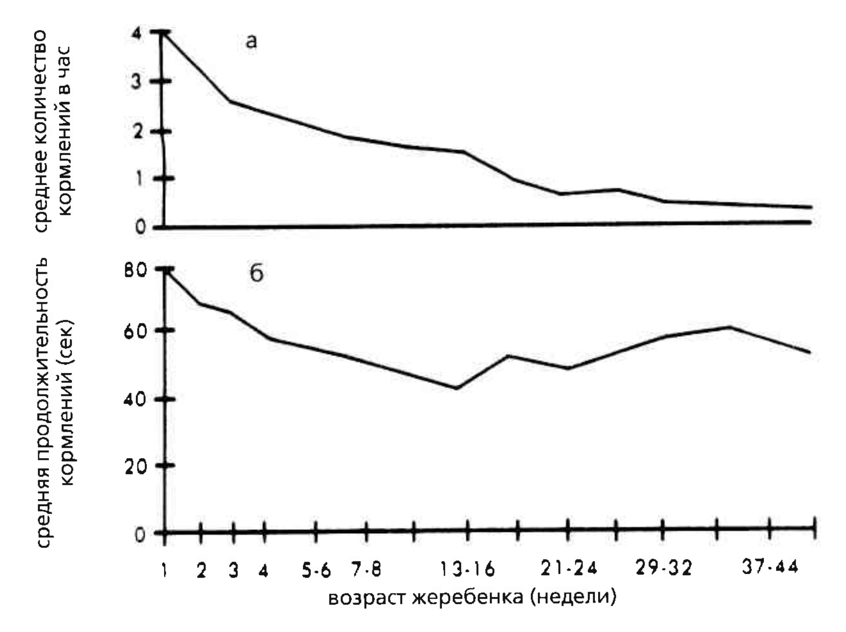



**Рис. 4.4.** Изменение (а) частоты и (б) продолжительности кормления по мере взросления жеребят. (Tyler 1969)

[20] Feist & McCullough 1975, Kusunose & Savazaki 1984a, Barber & Crowell-Davis 1994
[21] Duncan 1984b
[22] Berger 1986
[23] Cameron 1996b



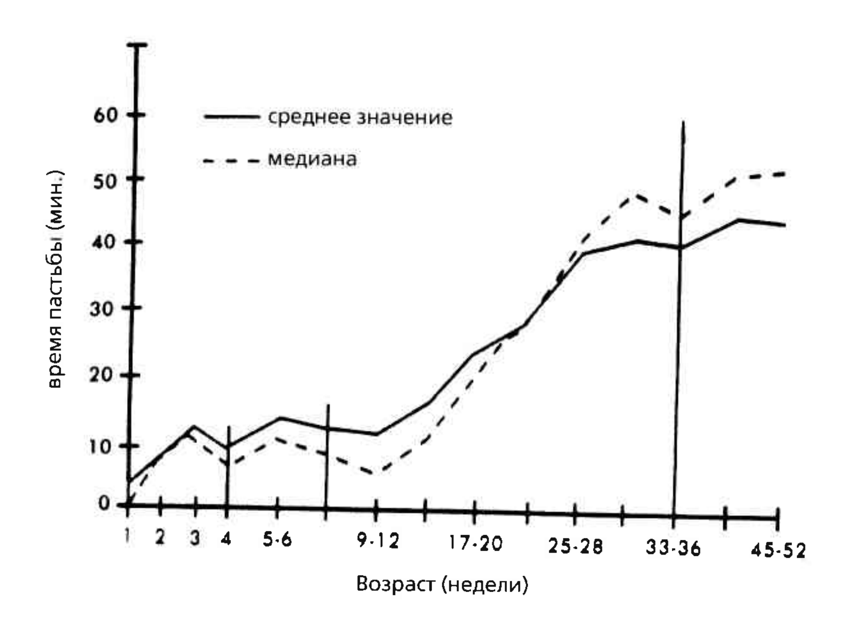



**Рис. 4.5.** Изменение количества времени, посвященного пастьбе, вплоть до отъема. (Tyler 1969)

В первую неделю жизни жеребята пасутся не часто, но в течение последующих нескольких месяцев продолжительность пастьбы постепенно увеличивается. Наблюдали как за жеребятами при кобылах, так и за жеребчиком-сиротой в возрасте 100 дней, которые практически одинаково по мере взросления все больше времени проводили за пастьбой и меньше отдыхали[26].

Один исследователь отмечает, что наблюдался ускоренный рост времени пастьбы у 4-месячных жеребят[27]. Было обнаружено, что после полудня содержащиеся на свободе нью-форест пони проводят больше времени, поедая траву, нежели ранним утром или в полдень (см. табл. 4.1).

[24] Dunkan и др. 1984b
[25] Waring 1978
[26] Albiston & Bram 1986
[27] Tyler 1969

**Таблица 4.1. Количество минут в час, в течение которых наблюдаемые жеребята Нью-Форест пони паслись утром, днем и вечером.** (Tiler 1969)

| Возраст (недели) | 06:00–10:00 | 10:00–14:00 | 14:00-18:00 |
|---|---|---|---|
| 1-2 | 6,5 | 5,1 | 7,3 |
| 3-4 | 9,8 | 11,7 | 13,2 |
| 5-6 | 15,2 | 14,4 | 16,4 |
| 7-8 | 6,7 | 17,7 | 13,5 |
| 9-12 | 10,4 | 13,2 | 17 |
| 13-16 | 13,7 | 11,3 | 23,1 |
| 17-20 | 17,5 | 21,3 | 32,6 |
| 21-24 | 19,3 | 20,4 | 34,9 |
| 25-28 | 25,5 | 41,1 | 34,2 |
| 29-32 | 44,3 | 37,3 | 41,7 |

В возрасте 4 месяцев жеребята паслись в среднем 16,3 минуты в час в дневное время суток; в 12 месяцев поедание травы составляло около 44,4 минут в час днем. Аналогичные изменения наблюдали у жеребят камаргов[28].

До отъема жеребята пьют редко. Наблюдения за уэльсскими пони показали, что в возрасте 24 недель они пили из прудов и рек; продолжительность поения составляла в среднем 0,34 мин. (от 0,06 до 0,99)[29].

В первые четыре месяца своей жизни жеребята сравнительно много отдыхают, в том числе в лежачем положении (см. рис. 4.6). Периоды отдыха распределяются в ходе суток. Наблюдая за лошадьми в Нью-Форесте (Англия), исследователи отмечали, что в течение первых 2 месяцев 70–80% всего времени жеребята отдыхают лежа[30]. В возрасте 3 месяцев они отдыхают меньше. В 9 месяцев время отдыха сильно сокращается, после полудня оно вообще сводится к минимуму (см. рис. 4.7). В Камарге на юге Франции, по данным наблюдений, новорожденные лежали на боку 15% времени, тогда как девятимесячные отъемыши отдыхали в этой позе 2,7% времени[31]. Время, проведенное в положении лежа на груди, к этому возрасту снизилось с 17,9 до 13,2%; а время отдыха стоя увеличилось с 8,1 до 11,8%.

Изначально жеребята мочатся довольно часто; дефекация же происходит, наоборот, редко (см. рис. 4.8). К 7 месяцам мочеиспускание у жеребят приближается к частоте мочеиспускания их матери и составляет приблизительно 1 раз в 4 часа. Частота дефекации возрастает с одного раза в 10 часов в течение первой недели жизни до раза в 3–4 часа к 5-месячному возрасту[32]. Естественно, на частоту влияет здоровье и рацион жеребят.

[28] Boy & Dunkan 1979.
[29] Crowell-Davis и др. 1985b.
[30] Tyler 1969.
[31] Boy and Duncan 1979.
[32] Tyler 1969



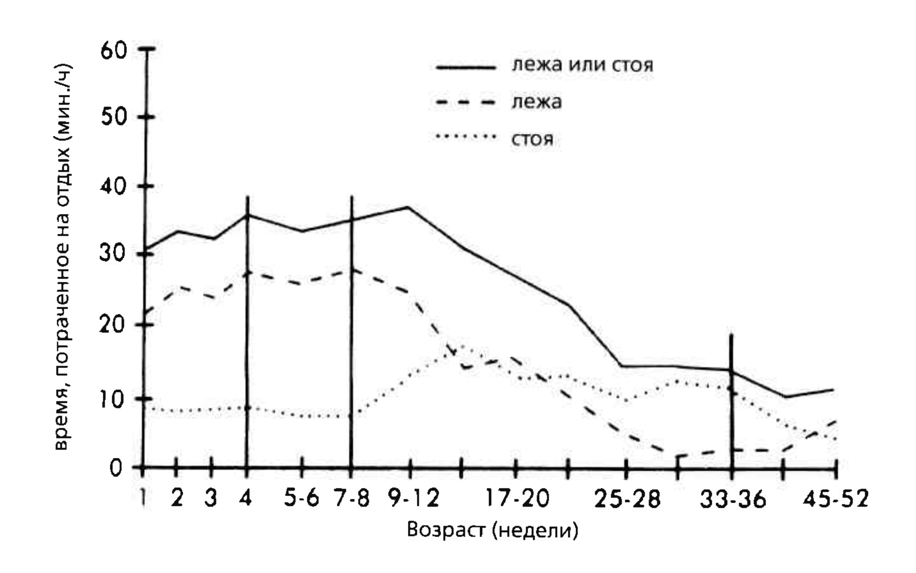



**Рис. 4.6.** Изменение с возрастом количества времени отдыха у жеребят в светлое время суток. (Tyler 1969)

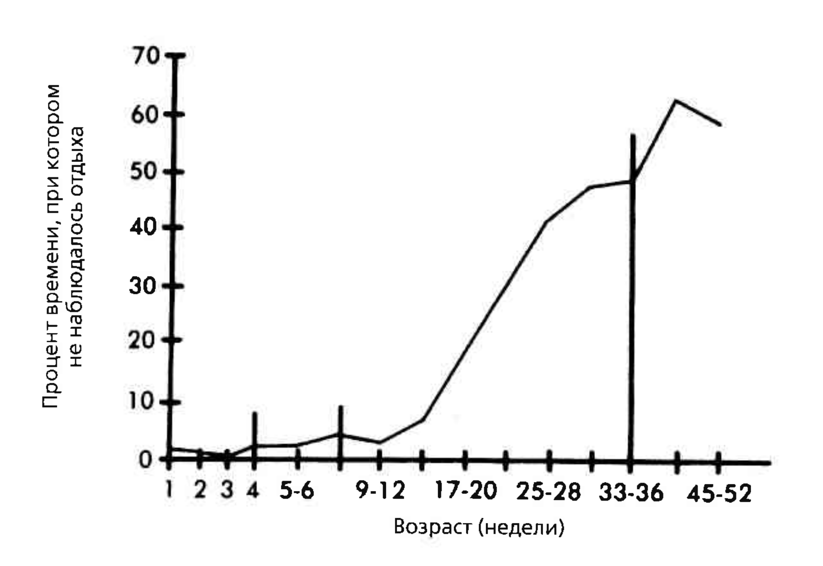



**Рис. 4.7.** Изменение в зависимости от возраста количества времени в светлое время суток, когда жеребята не отдыхают. (Tyler 1969)

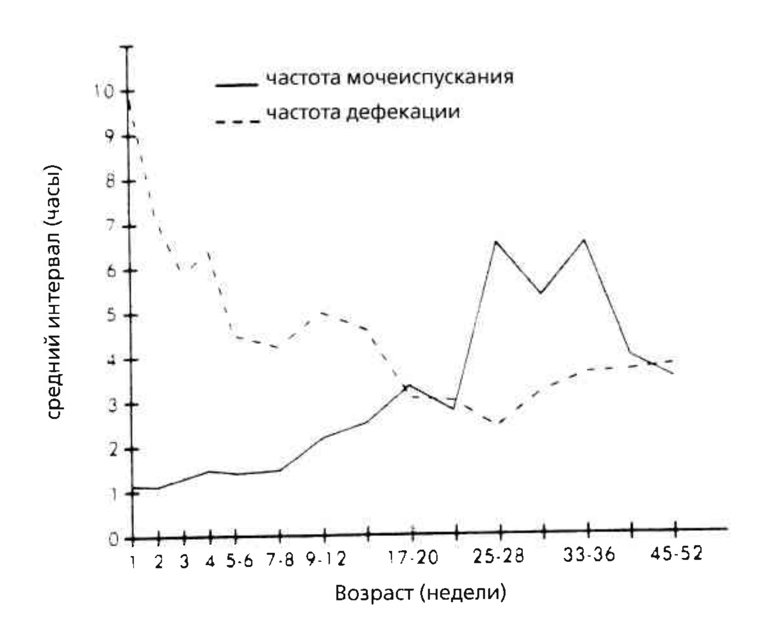



**Рис. 4.8.** Изменение частоты дефекации и мочеиспускания у жеребят. (Tyler 1969)

До 3-месячного возраста среди жеребят распространена копрофагия. Жеребята, за которыми наблюдали в 1985 году, начали поедать навоз на 5-й день жизни, но постепенно эта привычка сократилась и окончательно исчезла к 19-й неделе[33]. В первые два месяца жеребята занимались копрофагией один раз в 4,3 часа. Обычно это свежий навоз матери или самого жеребенка, навоз чужих лошадей поедался гораздо реже[34]. Было сделано предположение, что поедание материнских фекалий может оказать влияние на дальнейший выбор корма жеребенка, который будет ориентироваться на выбор матери[35]. В большинстве случаев жеребята не ели навоз, а пробовали его на вкус или обнюхивали. За раскапыванием кучи навоза может последовать поедание небольшого количества фекалий. Жеребята редко калятся на чужой навоз; однако с возрастом как жеребчики, так и кобылки поливают чужие кучи навоза своей мочой[36].

По мере раздражения кожи укусами насекомых и т.д., жеребята начинают заниматься самостоятельным грумингом. Они чешут голову и шею задней ногой, пощипывают зубами ноги, бока и спину. Жеребята учатся сохранять равновесие в течение нескольких дней после рождения. Они чешутся, потряхиваясь, валяясь и обмахиваясь хвостом. С первого дня жизни жеребята могут до 15 минут почесываться о какой-нибудь предмет. Было проведено наблюдение

[33] Crowell-Davis & Houpt 1985b
[34] Francis-Smith & Wood-Gush 1977
[35] Marinier & Alexander 1995
[36] Tyler 1969



за кобылами и их жеребятами в первые 24 месяца их жизни (все жеребята родились весной), пасущимися на пастбище; жеребята чесали себя сами гораздо чаще, на пике груминг занимал до 12,3 минуты в час (5–8 неделя), тогда как их матери занимались самостоятельным грумингом 1,2–2,2 минуты в час[37].

Как у кобыл, так и у жеребят периоды самостоятельного груминга были достаточно короткими (менее 30 секунд), однако последние могли почесываться задними ногами о неодушевленный предмет вплоть до одной минуты.

В первые недели жизни жеребенок может начать заниматься взаимным грумингом (аллогрумингом) с матерью или другими жеребятами, реже с прочими членами табуна. Взаимный груминг с доминантным жеребцом не наблюдался. Спустя 4 недели жеребята все больше времени чешут друг друга. Согласно исследованиям, совместный груминг по частоте достигает пика в возрасте 3–4 месяцев[38]. Сеансы редко длятся дольше нескольких минут. Верхними резцами жеребятами почесывают и покусывают друг другу шею, гриву, холку или передние ноги. Если сеанс продолжается, они переходят к задней части тела. Было установлено, что взаимный груминг у жеребят достигает пика в возрасте около 10 недель, когда кобылки демонстрируют большую частоту (1,6 сеансов в час), чем жеребчики (0,9 сеансов в час)[39]. Жеребчики имеют тенденцию заниматься взаимным грумингом только с кобылками.

Как правило, взаимоотношения между жеребенком и кобылой укрепляются в первые два дня, дистанция между ними остается незначительной (позднее, когда жеребенок подрастет, его связь с матерью будет ослабевать, и дистанция между ними увеличится). Кобыла отгоняет от своего новорожденного любопытных членов родовой группы, например годовиков. Врожденная тенденция жеребенка следовать за крупным объектом трансформируется в крепкую общественную привязанность жеребенка к матери (иногда называемую первичной социализацией или объектным импринтингом). Изредка привязанность жеребенка к крупному предмету может быть направлена на неподходящий объект, например на дерево[40]. В таком случае кобыла может бросить жеребенка; если привязанность жеребенка вовремя обратится на мать, возможно успешное установление отношений меду матерью и детенышем.

Фермеры и владельцы лошадей могут существенно влиять на развитие социальных отношений жеребенка. В крайних случаях его полностью изолируют от других животных и вскармливают из механической соски или же выращивают в изоляции от лошадей в человеческом обществе. Гржимек выращивал жеребенка до 2 месяцев его жизни. Первый раз этот жеребенок увидел лошадей на 64 день. Он испугался, активно избегал их общества и предприни-

[37] Crowell-Davis 1987
[38] Tyler 1972
[39] Crowell-Davis и др. 1986
[40] Tyler 1972

мал попытки остаться с человеком. Жеребенок не воспринимал лошадей как представителей своего вида. Подобный дефект социального поведения наблюдался у жеребенка, вскормленного механической соской[41].

Большинство владельцев не хотят, чтобы их лошади были ориентированы только на человека, однако другая крайность, когда лошадь боится людей, также нежелательна. Обычно ищут золотую середину. Мои ранние работы с жеребятами (1966–1974) были направлены на развитие животного, которое могло бы как поддерживать нормальные отношения с человеком, так и быть социально развитым, общаясь с матерью и другими лошадьми.

Сразу после первого кормления мы начинали обращаться с новорожденными жеребятами по методу Гертруды Хендрикс[42]. Вскоре стало ясно, что первичная социализация с матерью начинается еще до первого кормления, и если мы хотим добиться соответствующей социализации по отношению к человеку, нам тоже нужно начинать раньше. Мы начали пробовать разные варианты ухода; некоторые жеребята не видели человека, за другими люди начинали ухаживать и ласкать их в первые два часа после рождения, третьи видели человека, который вел себя пассивно по отношению к жеребенку и просто находился в деннике, были и такие, кому в денник ставили человеческий манекен. В результате мы пришли к заключению, что социальная привязанность зависит не только от того, кого жеребенок увидит в первые часы после рождения, но и насколько тесно с ним будут общаться в течение длительного времени. Продолжительная ассоциация поддерживает и укрепляет связи. Обычно это происходит между кобылой и жеребенком. Если социализация с человеком достигается за счет ухода за жеребенком, которая начинается в период повышенного восприятия, эта социальная привязанность будет ослабевать по мере того, как прямое общение с человеком станет реже по сравнению с общением с постоянным компаньоном, которым является мать.

Если за жеребенком ухаживают люди, взаимосвязь кобыла–жеребенок сохраняется при условии, что пару не разделяют на долгое время. Я изолировал новорожденного жеребенка от матери на период от 5 до 70 минут, и связь между ними не разрывалась. Если кто-то из пары заболевает, например, у жеребенка случается судорожный синдром[43], связь может прерваться, но если пара содержится вместе, развитие отношений, как правило, будет протекать удовлетворительно, особенно если здоровье больного восстанавливается. Как у новорожденного жеребенка, так и у его матери стремление установить близкие отношения друг с другом длится дольше первых двух часов после родов вплоть до успешного образования пары.

[41] Williams 1974
[42] Marwick 1967
[43] Rossdale 1968b



Важно наладить взаимоотношения, если воспитывается приемный жеребенок 3-месячного возраста[44]. В этом случае берут кобылу, незадолго до этого потерявшую жеребенка, и предлагают ей усыновить сироту. Жеребенок-сирота со своей стороны тоже стремится восполнить возникшую социальную пустоту.

Если сравнивать жеребят, не знавших человека, и тех, которые с младенчества общались с людьми, последние ведут себя более любознательно и быстрее перестают пугаться. Они с большей готовностью и дальше отходят от своих матерей, когда их выпускают в первый раз, приближаются к другим животным и бывают более самостоятельными. Такие действия побуждают мать больше времени следовать за своим жеребенком и предохранять его от таких контактов. Напротив, жеребята, не знавшие человека, неохотно отходят от матери, когда их начинают выпускать. Поэтому ручные жеребята могут попасть в беду из-за своего неуемного любопытства и недостатка присмотра[45].

Близкие отношения, которые в норме устанавливаются между новорожденным и матерью, со временем изменяются. Первым признаком ослабления связей является увеличение дистанции между ними. В первую неделю жеребята, содержащиеся на свободе, имеющие нормальный ранний опыт и не социализированные с человеком, проводят 90% времени на расстоянии не более 5 метров от матери[46]. К пятому месяцу этот показатель составляет 50%, а к восьмому 20% в день[47].

Отношения между жеребенком и матерью меняются, жеребенок продолжает развивать связи с ровесниками или годовиками. Со временем он все больше времени проводит с компаньоном. Если у жеребенка есть брат или сестра годовики, степень его независимости прогрессирует быстрее, чем когда он общается только с матерью. Старший отпрыск-годовик независимо от пола может оставаться ближе к матери, поскольку он связан с младшим жеребенком. Связи между матерью и потомством поддерживаются до тех пор, пока жеребята не станут взрослыми, хотя они больше никогда не бывают столь близкими как в раннем детстве. Периодически сыновья и дочери проявляют интерес к взаимному грумингу и общению с матерью.

Модель игрового поведения тоже изменяется с возрастом и появлением компаньона. Начиная с первого дня жизни, жеребенок периодически демонстрирует преувеличенные и зачастую незавершенные движения, которые можно расценивать как игру. Игровое поведение жеребенка может содержать компоненты сексуальных, пищеварительных и других моделей движения. Активное приближение и убегание (т.н. галопирующая игра) можно наблюдать спустя несколько часов после рождения. Покусывание и пощипывание

[44] Rossdale 1968b; Tyler 1969
[45] Waring 1970b; 1972
[46] Tyler 1969 & Crowell-Davis 1986
[47] Tyler 1969

ног матери, хвоста и других частей тела также являются игрой. Сначала игра сфокусирована на матери жеребенка, или он играет в одиночку; по мере установления новых социальных связей партнерами по играм становятся другие жеребята и годовики. В игре налаживаются отношения со сверстниками.

У маленьких жеребят можно наблюдать голосовые сигналы и экспрессивные движения, но никаких онтогенетических моделей не выявлено. Однако у жеребят есть специфическое движение – щелканье (клацанье зубами), которое они демонстрируют, испытывая тревогу. Сначала челюсти начинают двигаться вертикально, губы прикрывают зубы, и углы губ оттягиваются вбок. Это сравнительно беззвучное движение. Щелканье зубами начинается, когда молодая лошадь испытывает настоящий страх, например, перед приближающейся лошадью или другим крупным объектом, когда агрессия направлена непосредственно на молодое животное или на что-то по соседству с ним (жеребец начинает сексуальное ухаживание за матерью жеребенка).

Таблица 4.2 демонстрирует изменения в частоте щелканья в зависимости от возраста[48]. Исследовательница заметила, что клацанье редко наблюдается после второго года жизни.

**Таблица 4.2. Общее количество щелканий, продемонстрированных кобылками пони до 4-летнего возраста.** (Tyler 1969)

| Кем производилось щелканье | В адрес кого производилось щелканье | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Жеребенок | Годовик | Взрослая кобыла | Взрослый жеребец | Всего |
| Жеребенок | 5 | 25 | 92 | 25 | 147 |
| Годовик | | 1 | 42 | 38 | 81 |
| 2 года | | | 7 | 6 | 13 |
| 3 года | | | 5 | 6 | 11 |
| 4 года | | | | | 0 |
| Итого | 5 | 26 | 146 | 75 | 252 |

По частоте щелканья жеребчики и кобылки не отличаются друг от друга, однако на жеребца жеребчики щелкают чаще[49]. Отмечалось, что жеребята, вскормленные механически и изолированные от других лошадей, щелкают при появлении незнакомого человека и не реагируют подобным образом на того, кого знают[50]. Такие жеребята щелкают гораздо чаще, чем изначально выращенные матерью или осиротевшие.

[48] Tyler 1969
[49] Crowell-Davis и др. 1985
[50] Williams 1974



Сексуальное поведение развивается постепенно. С 1 по 4 неделю садку пытаются сделать как жеребчики, так и кобылки. Это поведение более характерно для жеребят мужского пола, и спустя 4 недели после рождения кобылки прекращают попытки. Вначале жеребята ориентируются неправильно и делают садку, например, сбоку на шею (обычно матери). Однако к окончанию первой недели жизни они уже редко ошибаются. При этом не наблюдается ни эрекции, ни толчков тазом.

В возрасте 2 месяцев у жеребчиков уже можно наблюдать полную эрекцию во время отдыха или общения с другими лошадьми (груминг, игры). Иногда они могут исследовать мочу и область гениталий у кобыл в эструсе, но дальше этого не идут. Наблюдали исключительный случай, когда 3-месячный жеребчик сделал короткую садку на 2-летнюю кобылку в охоте[51]. Копуляции не последовало, поскольку жеребчик был слишком маленького роста. В возрасте 2 лет жеребчики демонстрируют гораздо больший интерес к кобылам в охоте. Согласно наблюдениям, первая копуляция у жеребчиков Нью-Форест пони происходит в возрасте от 15 месяцев до 3 лет[52].

В отличие от жеребчиков кобылки не проявляют сексуального поведения до полного созревания и наступления у них первой охоты. Тогда они подходят к жеребцам, демонстрируют им гениталии и часто мочатся, подобно взрослым кобылам. Первая охота у кобылок наступает в возрасте от 14 до 17 месяцев в летний период, но зачатие у годовиков происходит редко. Жеребцы, как правило, игнорируют молодых кобылок[53]. Несмотря на то что жеребчики могут совокупляться с кобылками в охоте, их репродуктивное развитие еще не завершено.

Отъем от матери происходит по-разному. При интенсивном уходе и вмешательстве человека отъем может быть произведен в возрасте 6 месяцев. При содержании на свободе отъем происходит в возрасте 1 года и даже позже. Исследователи наблюдали, как у большинства Нью-Форест пони отъем происходил лишь за несколько недель, а то и дней до следующей выжеребки[54]. Отмечалось, что беременные рожавшие кобылы камаргов кормили как жеребчиков, так и кобылок в течение 35–40 недель и заканчивали кормление за 15 недель до следующих родов[55]. Однако у тех кобыл, которые ожеребились впервые, лактация длилась дольше и прекращалась непосредственно накануне следующих родов.

Судя по наблюдениям в Гранит Рейндж (Granite Range), наибольший промежуток между отъемом и рождением следующего жеребенка составлял 19 месяцев[56]. Большинство жеребят перестают получать молоко матери в период

Tyler 1969
Tyler 1969
Tyler 1969 & Feist 1971
Tyler 1969
Duncan и др. 1984b
Berger 1986

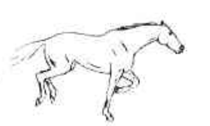
от 9 до 12 месяцев; никаких связей между полом жеребят, их отношениями с матерью и другими факторами замечено не было, за исключением репродуктивного состояния кобылы. Кобылы, не рожавшие в прошлом сезоне, кормили своих отпрысков в среднем 16 месяцев; а те, у которых были и годовики, и жеребята, лактировали лишь 8,5 месяцев. Наличие и продолжительность сухостойного периода без лактации у кобыл варьируется в разных исследованиях. Возможно, это зависит от питания матери[57].

Отъем может быть резким. Если такое происходит, кобыла начинает демонстрировать угрозу и избегает своего жеребенка, когда тот приближается пососать молоко. Однако при наблюдениях за дикими лошадьми было обнаружено, что процесс отъема не был агрессивным или резким; он происходил плавно и занимал несколько месяцев[58]. Кобылы, у которых не рождалось нового жеребенка, практически не изменяли своего отношения к уже имеющемуся отпрыску. В таких обстоятельствах кормление могло продолжаться вплоть до следующего лета. В большинстве случаев лактация происходит до следующей весны. Редко можно наблюдать 2- и 3-летних жеребят, питающихся молоком матери. Случается, что ожеребившаяся кобыла позволяет старшему отпрыску кормиться наряду с новорожденным. Один жеребенок встает у одного бока матери, а другой берет сосок с другой стороны.

Несмотря на то, что жеребенок может сосать молоко у других кобыл, те редко позволяют это делать чужим жеребятам. Было зафиксировано наблюдение за таким редким случаем – исключением[59]. 10-летняя кобыла на свободном выгуле и ее 3-летняя дочь разделили заботу о жеребенке и обе кормили его. До родов было определено, по пробам фекалий, что обе кобылы беременны, но выжеребки так и последовало. Единственного жеребенка обнаружили, когда ему уже исполнилось 3 дня. Определить, которая из кобыл приходилась ему матерью, оказалось невозможно. Жеребенок был одинаково привязан к обеим кобылам. Возможно, новорожденный от одной из кобыл просто не выжил. Все же эта кобыла была готова к лактации и приему жеребенка. Все это произошло в начальный период повышенной восприимчивости жеребенка. Во время этих событий между кобылами установились дружеские и доверительные отношения. Они разделили заботу о жеребенке и обе беспокоились о его благополучии. Жеребенок попеременно сосал молоко то у одной, то у другой кобылы в течение 83% времени, старался держаться поближе то к одной, то к другой «матери», не отдавая предпочтения ни одной из них, и получал заботу и внимание, как жеребенок с одной обычной матерью.

[57] Duncan и др. 1984b.
[58] Berger 1986.
[59] Cameron и др. 1999a

# 5 Игра



Игровому поведению принадлежит главная роль в поведенческом, социальном и физиологическом развитии лошадей. Оно характерно для всех молодых животных, часто встречается и у взрослых. Игра позволяет развить и проверить как двигательные навыки, так и социальные взаимоотношения. У лошадей игра встречается в следующих формах:

– групповой или одиночный бег, часто сопровождающийся неистовыми движениями;

– приближение и удаление, например, поочередное преследование, пощипывание и толкание;

– манипуляции с объектами, взятыми в рот.

Игровое поведение содержит компоненты, присущие другим поведенческим моделям, но без серьезной агрессии, угрожающей мимики и заложенных ушей, зачастую движения носят незавершенный характер. Исследователи пришли к заключению, что кобылки и жеребчики, за которыми наблюдали от рождения до 24-недельного возраста, одинаково любят играть[1].

Взрослые лошади тоже играют. Есть данные о том, что доминантный жеребец в диком табуне пресекал чрезмерную двигательную активность и социальные игры взрослых членов своей родовой группы[2]. Иногда жеребцы дерутся в игровой форме (с помощью щипков, подъема на дыбы и танцев) с жеребцами из группы холостяков[3].

За исключением жеребят, подвижные и социальные игры у взрослых в норме ограничены родовой группой, членами которой они являются, или кругом близкого родства. Жеребята из разных социальных групп играют друг с другом, когда эти формирования находятся поблизости. При очень высоких или очень низких температурах, при недостатке корма и прочих тяжелых физических и физиологических уловиях количество игр сокращается.

[1] Crowell-Davis 1987.
[2] Feist 1971
[3] Berger 1986

## Одиночные игры

Одиночные игры у лошадей встречаются в подвижной форме и в виде манипуляций с предметами.

Спустя несколько часов после рождения жеребята начинают интенсивно двигаться (см. рис. 5.1, *а*). Они скачут вокруг своих матерей галопом, прыгают, брыкаются, козлят и атакуют. Аналогично ведут себя жеребята лошади Пржевальского[4]. Вначале жеребенок отходит от матери не более чем на несколько метров. Такие сеансы буйных игр могут длиться несколько секунд или минут, потом жеребенок снова успокаивается. В первые 6 недель игра является главным упражнением, развивающим жеребенка[5]. В наблюдениях за уэльсскими пони отмечалось, что в первую неделю жизни одиночный бег – это доминантная форма игры[6]. У кобылок на него уходило 77% игрового времени, а у жеребчиков – 41%. На 5–8 неделе игровой одиночный бег составлял соответственно 30% и 12% игрового времени кобылок и жеребчиков.

По мере взросления игровая площадка жеребят увеличивается. Если возможны контакты с другими жеребятами, становятся предпочтительнее игры с компаньоном, а не в одиночку.

Манипуляционные игры можно наблюдать у жеребят с раннего возраста. Взрослые лошади тоже иногда играют подобным образом. Спустя 2 часа после рождения жеребенок щиплет, кусает и тянет предметы, находящиеся в зоне его досягаемости. Иногда он приподнимает предмет, но чаще гипертрофированные движения следуют в незавершенной последовательности. После краткого контакта с объектом жеребенок переключается на какую-то другую двигательную активность. Приближение и удаление часто сопровождается игровыми укусами. Возможны копающие движения, иногда жеребята носят предметы. Было обнаружено, что в период с рождения и до 24-недельного возраста игра с предметами занимает у жеребят 7% игрового времени[7].

Лошади, содержащиеся в денниках, зачастую поднимают различные предметы, размахивают и трясут ими, например, палками, досками, бумагой, корзиной, попоной и т.д. Такие движения повторяются несколько раз за один подход. Иногда лошади бросают эти предметы в других лошадей, находящихся неподалеку (см. рис. 5.1, *б*).

Некоторые лошади, живущие в конюшнях, славятся своей способностью включать и выключать свет, открывать замки и манипулировать с другими устройствами, расположенными в зоне их досягаемости. Такое поведение зачастую является разновидностью одиночной игры, служащей развлечением скучающему животному, но оно вызывает недовольство хозяев.

[4] Dobroruka 1961
[5] Fagen & George 1977
[6] Crowell-Davis 1987
[7] Crowell-Davis 1987



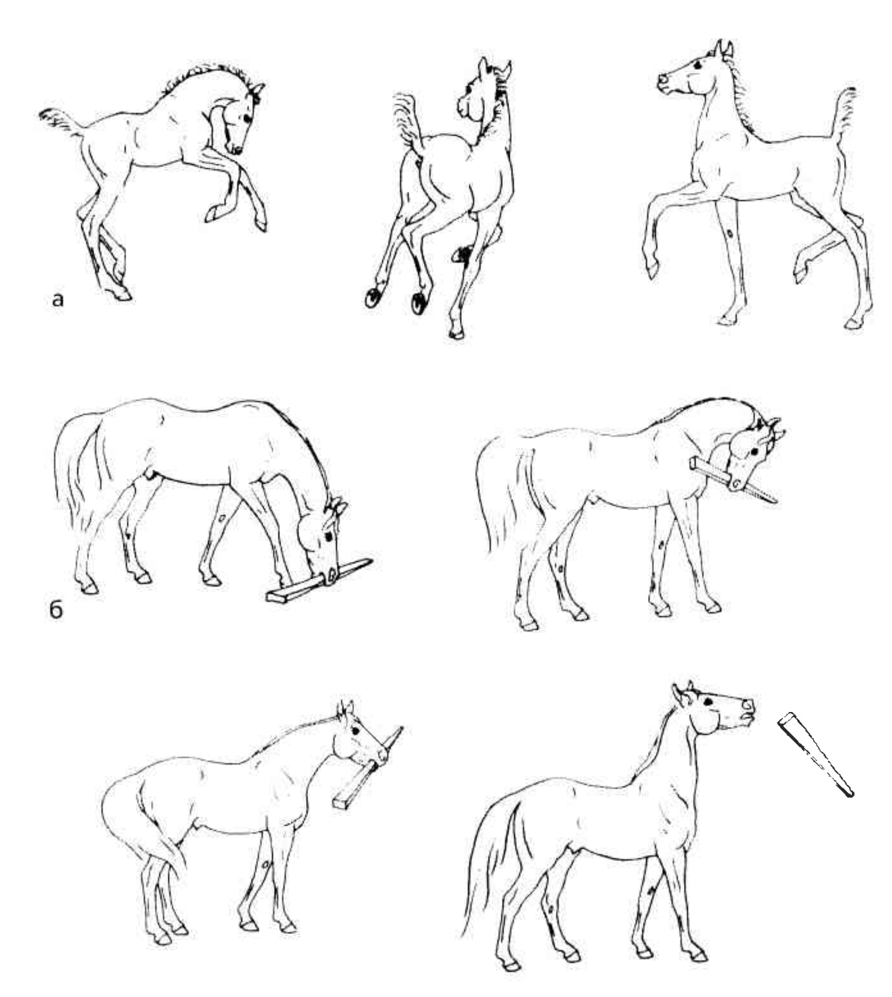



**Рис. 5.1.** Примеры одиночной игры у лошадей: а) подвижные игры жеребенка; б) манипуляция с предметами у взрослого мерина

Не раз обнаруживалось, что сдвинута автоматизированная дверь конюшни, включен свет, или лошадь открыла дверь своего денника и обходит конюшню с проверкой.

## Игры между жеребятами и их матерями

Игра между матерью и жеребенком обычно заключается в том, что мать терпеливо переносит игривые манипуляции отпрыска. Она терпит щипки, укусы, копание и брыкание и сама редко демонстрирует игровое настроение. Как правило, в фокусе игр новорожденного оказывается его мать.

Через несколько часов после рождения жеребок с интересом начинает кусать и толкать разные части тела матери. Новорожденный игриво покусывает ее ноги и бока. Он прыгает вокруг нее галопом, с энтузиазмом бьет, брыкается и может попробовать залезть на нее, если кобыла лежит. Наблюдения за жеребятами уэльсских пони с рождения до 24-недельного возраста показали, что жеребчики проводят 12% своего игрового времени, посвящая его играм с взрослыми, тогда как кобылки тратят на это лишь 5%[8].

Несмотря на то что вначале в центре игр жеребенка находится его мать, со временем фокус его внимания перемещается на игры с компаньонами. Отмечалось, что процент времени, которое жеребята посвящают одиночным играм или играм с матерью, уменьшается с 56% (первая неделя после рождения) до 7,4% к 7–8 неделе[9]. И в этот период увеличивается процент времени, проводимого в играх с другими жеребятами и годовиками.

По достижении возраста 2 недель довольно грубые укусы и щипки жеребят, направленные по отношению к их матерям, становятся более деликатными, и кобылы могут ответить на них пощипыванием тела жеребенка. Таким образом могут начинаться сеансы взаимного груминга.

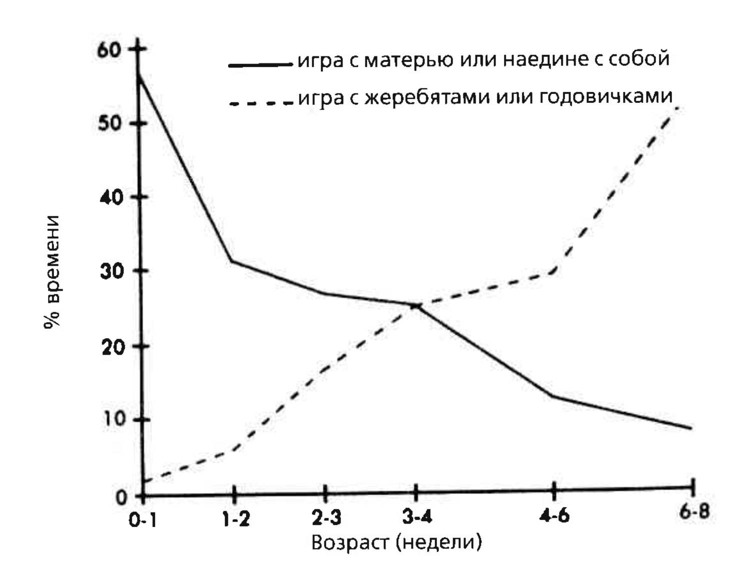



**Рис. 5.2.** Игровая активность жеребят и выбор партнера по играм в первые 8 недель после рождения. (Tyler 1969)

[8] Crowell-Davis 1987
[9] Tyler 1969



## Игры жеребят друг с другом

Достигнув 2-недельного возраста, жеребята начинают активнее общаться с ровесниками и годовиками. Первоначально эти контакты носят характер визуального исследования, жеребята трогают друг друга мордой и быстро возвращаются под материнский бок. За 158 часов наблюдений за 2-недельными жеребятами было обнаружено, что игры и другие контакты между жеребятами и годовиками занимают лишь 6,3% времени в час[10].

Спустя три недели после рождения игровое взаимодействие с другими жеребятами становится более частым. Приближение, обнюхивание, прикосновения, покусывания, груминг, угрозы, брыкание, отступление, свечки и энергичный галоп с козлами – типичные жеребячьи игры. Многие жеребята, в нетерпении ожидая начала игры, начинают дотрагиваться до других жеребят, пока те не встанут и не начнут играть с ними[11].

В первый месяц жизни разница в игровом поведении кобылок и жеребчиков минимальна, не считая частоту садок. Жеребчики делают садку на мать или на ровесников чаще кобылок. Отмечалось, что в первый месяц жизни жеребчики делали в среднем 1 садку каждые 5 часов, тогда как кобылки 1 садку за 37 часов[12].

В более позднем возрасте игры жеребчиков начинают существенно отличаться от игр кобылок. Жеребчики больше времени проводят в игривых драках. Такие агрессивные игры происходят между ровесниками или между жеребятами и годовиками. Играют попарно, впоследствии партнеры редко взаимодействуют напрямую с другими жеребчиками, разве что во время преследования.

Иногда бывает, что жеребята, жеребчик и кобылка, становятся партнерами по игре и взаимному грумингу в своей родовой группе. Каждый из них проявляет расположение к взаимодействию со своим компаньоном и в большинстве видов деятельности они игнорируют других. Игровые драки между такими партнерами происходят чаще, но они не носят такого грубого характера, как между двумя жеребчиками или взрослыми лошадьми мужского пола, пасущимися вместе (см. рис. 5.3).

В игровой драке каждый участник пытается нанести своему оппоненту укус в голову, шею или ноги и вывести его из равновесия. Лошади встают на дыбы, резко вытягивают шею и кусают за грудные конечности, что может стать причиной падения на запястья. Они могут также кусать за задние ноги, чтобы вызвать кружение. Схватке «лицом к лицу» может предшествовать бурный галоп, удары задом и брыкание.

[10] Tyler 1969
[11] Tyler 1969
[12] Tyler 1969

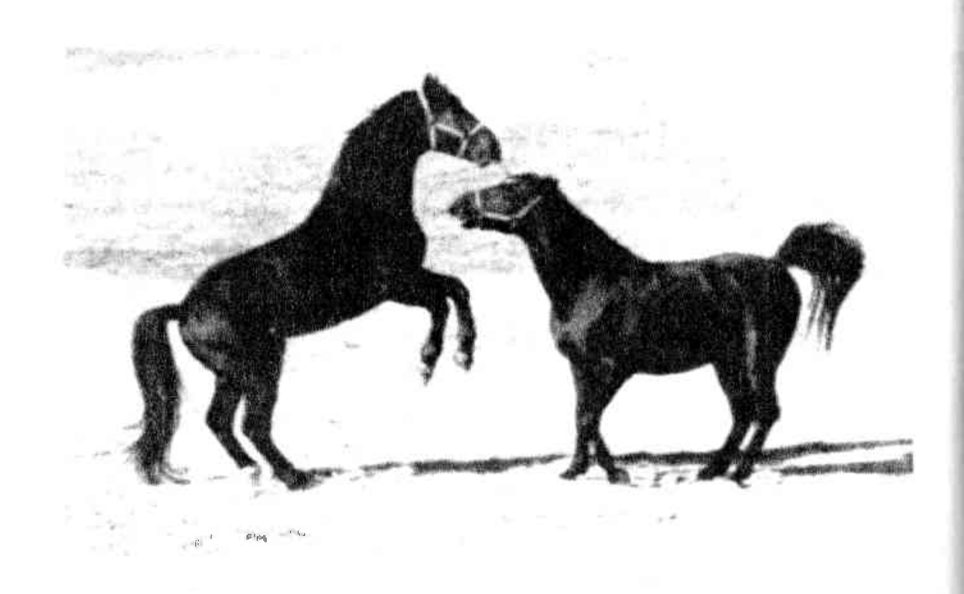


**Рис. 5.3.** Игровая драка между жеребцами

Несмотря на грубость, это не злые игры. Наблюдая за камаргами, исследователи заметили, что угрозы задними ногами случаются гораздо чаще, чем головой[13]. По окончании схватки было замечено, что подчиненная лошадь делает последний угрожающий подъем на дыбы, после чего доминантный партнер оказывается последним, кто станет ее преследовать.

Между игровыми схватками партнеры по общению часто занимаются взаимным грумингом. В 28% игровых схваток между жеребятами, за которыми наблюдали исследователи, драки прерывались тем, что жеребята вставали друг к другу мордами с выражением, похожим на флемен, и заложенными назад ушами[14].

Иногда жеребчики подходят к кобылкам с целью заняться совместным грумингом. Пощипывания и груминг чередуются. Но как только жеребчики становятся более грубыми и предлагают игровую схватку, или делают попытку садки, кобылки, как правило, угрожают им и стараются избежать их покусываний. Они закладывают уши, кусаются и отбивают задом.

Общение кобылок между собой, как правило, отличается от общения жеребчиков и разнополых жеребят. Вероятно, более контактный вид игр связан с раннеспелой сексуальной природой жеребчиков. В играх жеребчиков с кобылками видны сексуальные элементы. Жеребчики пощипывают задние ноги и круп кобылок и пытаются сделать садку. Среди 423 игровых контактов жеребят, за которыми наблюдали в свободных условиях, было обнаружено, что половина игр происходила между жеребчиком и кобылкой. В 34% играли два жеребчика и только в 16% две кобылки[15].

[13] Wells & Goldschmidt-Rotschild 1979
[14] Schoen 1976



Игры между кобылками в большинстве носят динамичный характер, одна из кобылок догоняет или убегает от другой или же кобылки бегут галопом рядом друг с другом. Иногда происходит преследование. Садки наблюдаются редко. Груминг встречается повсеместно.

## Игры между молодыми и взрослыми лошадьми

Игры между жеребчиками и чужими взрослыми кобылами довольно редки. Большинство кобыл прогоняют чужих жеребят. Братья, сестры и молодые кобылы относятся более терпимо к игровым укусам и свечкам детенышей. Часто они, подобно матерям, пассивно позволяют чужим жеребятам играть.

Время от времени жеребчики проявляют интерес к молодым кобылам и пытаются сделать садку, демонстрируя сексуальное поведение. При таких обстоятельствах, особенно если кобыла в охоте, игра перестает быть игрой. Наблюдали 3-месячного жеребца, демонстрировавшего сексуальное поведение с восприимчивой 2-летней кобылой. Несмотря на успешное введение, копуляция закончилась неудачно[16].

Жеребцы и мерины, к которым приближается молодая лошадь, демонстрирующая подчинение, бывают терпеливы к игровому настроению жеребят. Обычно жеребенок, приближаясь, демонстрирует щелканье. Возможно, ему будет позволено пощипать ноги и хвост или обнюхать голову и область паха. Отмечалось, что в 76% случаев такое поведение демонстрируют жеребчики, в 24% – кобылки[17]. Если жеребец угрожает приближающемуся жеребенку, последний продолжит клацать, либо убежит прочь. Переворачивание через спину в лежачем положении с направленными вверх ногами тоже является дополнительной формой выражения подчинения, которая наблюдалась у жеребят камаргов[18].

Иногда жеребчики и годовики предлагают игровую схватку взрослым лошадям мужского пола, которые осторожно шалят с молодняком. Жеребцы часто заканчивают подобные репризы, просто удаляясь прочь. Жеребчики могут преследовать жеребца, предлагая продолжить игру, встают на дыбы и тянут старшего за гриву[19].

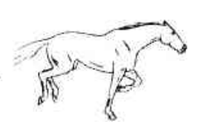
[15] Tyler 1969
[16] Tyler 1969
[17] Tyler 1969
[18] Riley, процитировано Tyler 1969
[19] Tyler 1969

На свободе жеребцы редко играют со своими сыновьями, пока те не отделятся от родной группы[20]. После отделения жеребец с большей охотой вступает в игровую схватку со своим сыном, чем с чужим холостяком.

Еще одной разновидностью игры является бурная двигательная активность, которую лошади демонстрируют до, во время или вскоре после освежающего дождя или когда их выпускают на свободу после содержания в замкнутом пространстве. Когда одна лошадь начинает демонстрировать игривое настроение, к ней присоединяются партнеры. Во время таких реприз лошади галопируют, встают на дыбы, отбивают, брыкаются, кружат и совершают прочие резвые движения. Затем они успокаиваются и возвращаются к более спокойным занятиям.

[20] Berger 1986.

# 6 Исследовательское поведение



Исследовательское поведение помогает лошади развиваться и получать опыт, сталкиваясь с новыми объектами и незнакомыми ситуациями. Оно позволяет ей больше узнавать об окружающей обстановке, чтобы не только избегать неприятностей, но и получать сведения о разных характерных особенностях, важных для ее биологической активности. Например, с помощью исследовательского поведения лошадь узнает об опасности, еде и воде, социальных компаньонах, местах для комфортного отдыха и удобных маршрутах. Такое поведение лошади демонстрируют ежедневно, часто одновременно с другими моделями поведения.

К концу первого часа жизни жеребята начинают визуально исследовать окружающую обстановку как монокулярным, так и бинокулярным зрением. Находясь в положении лежа на груди, они поворачивают голову и глаза и фиксируют пристальный взгляд на том или ином объекте. В следующие полчаса уши жеребенка начинают двигаться независимо друг от друга и воспринимать звуки. С этого момента новорожденный может получать тактильные, обонятельные и, вероятно, вкусовые ощущения, которые дают ему представление об окружающем мире в период, предшествующий кормлению. После подъема на ноги жеребенок начинает внимательно принюхиваться, фыркать и лизать предметы, расположенные рядом с ним. Особое внимание уделяется объектам на уровне и выше головы, например, передним ногам матери, ее бокам, бедрам, вымени и перигенитальной области, а также деревьям или стенам денника. На этом этапе контакт с дорсальной частью морды жеребенка вызывает у него сосательный рефлекс, очевидно, что жеребенок настроен на кормление.

После удачного кормления жеребенок начинает исследовать окружающий мир. Жеребенок изучает тело матери и обстановку вокруг. Он может начать щипать траву, жевать солому или навоз. Каждый новый объект в непосредственной близости подвергается визуальному, слуховому, тактильному и зачастую вкусовому исследованию. Жеребенок вытягивает голову, иногда высовывает язык. Его движения замедленны, несвязанны.

Если по мере взросления жеребенок накапливает позитивный опыт, область его исследований расширяется. Напротив, встреча с чем-то, что испугало жеребенка или причинило ему боль, может сделать его робким и на время отвратить от дальнейших исследований. Обнаруживая что-то приятное, новорожденный будет более страстно желать изучить новые аспекты окружающего мира.

Как правило, мать ограничивает ежедневные социальные контакты и область исследований жеребенка. После того как он находит партнера по играм, у него появляется больше возможностей для дальнейших исследований и расширения собственного опыта. Жеребята, которые с самого рождения приучаются к общению с человеком и знакомятся с недоуздком, демонстрируют больший интерес к исследованиям и уверенность, в отличие от своих диких сверстников[1].

Всю свою жизнь лошади с настороженностью относятся к появлению новых предметов в окружении. Это, прежде всего, запахи и звуки. Лошадь может повернуть голову в направлении раздражителя, тогда как ее глаза и уши будут направлены прямо. Если раздражитель находится на расстоянии, лошадь обычно поднимает шею и голову. Когда он расположен поблизости, лошадь может изогнуть шею и поставить голову в собранное положение, чтобы лучше осмотреть объект, либо она может вытянуть шею и опустить голову, чтобы понюхать объект, и, возможно, коснуться его. Лошади исследуют новый предмет с осторожностью.

Лошадь может изучать предмет, не поворачивая к нему головы. Например, если объект исследования расположен сбоку, она может повернуть один глаз и ухо. Если незначительный раздражитель находится позади, вероятно, она ограничится тем, что повернет в его направлении уши и глаза, не изменяя положения тела и головы (см. рис. 6.1). Чем сильнее раздражитель, тем скорее лошадь развернется к нему головой и телом. Тревога, выказанная одним из членов группы, передается остальным лошадям.

Лошади продолжают исследовать новый объект, животное, звук или запах, пока окончательно не определят, требует ли раздражитель дополнительных действий, таких как бегство или социальное взаимодействие. В большинстве случаев первоначальное внимание сменяется тем, что после непродолжительного исследования лошадь возвращается к своему прежнему занятию. Часто познавательная реакция выражается лишь поворотом глаза или движением уха. В других случаях, особенно если лошадь имеет дело с незнакомым раздражителем, ее изучающая реакция носит ярко выраженный характер и не может быть спутана ни с чем (см. рис. 6.2).

[1] Waring 1972



Если новый предмет в окружении не провоцирует бегства, его исследуют с более близкого расстояния, зачастую совершая вокруг него круги. Расстояние, на котором они перестают приближаться и которое оставляют между собой и объектом, это расстояние приближения. Расстояние до объекта исследования отражает степень тревожности лошади. Если незнакомый объект начинает приближаться к ней, она станет его избегать. Дистанция отхода тоже зависит от предчувствия лошади. Наблюдения за Dulmen horses показали, что они приближались на короткую дистанцию, чтобы исследовать неподвижного человека, но удерживали расстояние от 3 до 5 метров, когда человек делал шаг по направлению к ним[2]. Животные убегали и не подходили к человеку, который двигался на четвереньках.

Как молодые, так и взрослые лошади обоих полов часто исследуют экскременты своих сородичей. Они опускают шею и вытягивают голову, приню-



**Рис. 6.1.** Легкая визуальная «изучающая» реакция лошади на фотографа – лошадь продолжает пастись. (Фото © R.R. Keiper)

[2] Zeeb 1963



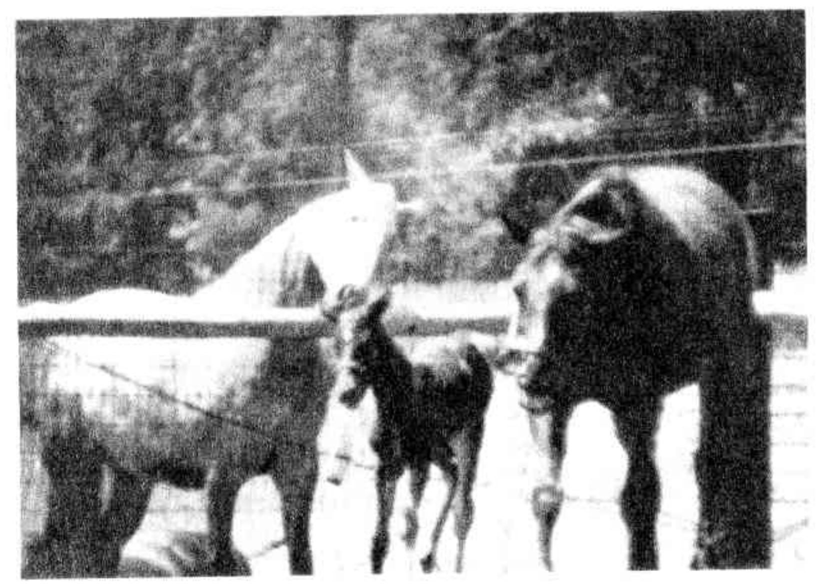


**Рис. 6.2**. Явно выраженная тревога и изучающая реакция лошадей

хиваясь и иногда контактируя непосредственно с навозом. За этим вероятна демонстрация флемена, когда голова поднимается и вытягивается, а наружная часть верхней губы заворачивается кверху. После исследования свежей мочи



и навоза лошадь может перешагнуть помеченное место и оставить на нём собственные экскременты, прежде чем удалиться[3].

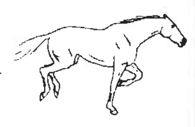
Когда одна лошадь впрямую исследует другую, она приближается к ней с приподнятой шеей (иногда даже изогнутой), тогда как голова, глаза и уши направлены на адресата. Возможно приближение по кругу, в этом случае лошадь видит другую в монокулярном поле зрения. Если в исследованиях принимают участие обе лошади, вероятен контакт нос к носу, сопровождаемый фырканьем и шумным выдохом. Затем обследуются остальные части тела, голова и шея. Если только одна лошадь настроена на исследование, она концентрируется на боках и перианальной области сородича. В случае, когда ни одна из лошадей не проявляет агрессии, они остаются друг возле друга, пока это вызывает у них интерес.

Лошади ведут себя подобным образом, когда исследуют и приближаются к манекенам лошадей или двухмерным полноразмерным рисункам, изображающим лошадей[4]. Чем больше отклонений от формы тела лошади имеют исследуемые объекты, тем меньше лошади реагируют на них, как на своих соплеменников.

Когда лошадь находится в состоянии приближения-удаления, страх может помешать дальнейшим исследованиям. Типичная реакция – избегание. Так взволнованную лошадь могут отпугнуть незначительные или даже воображаемые препятствия, такие как бассейн или открытый дверной проем; в то же время, будучи в спокойном состоянии, та же самая лошадь может приблизиться, исследовать и двигаться дальше без приключений.

[3] Feist & McCullough 1976
[4] Grzimek 1943a

## 7 Память и обучение



Обучение составляет основу выживания, как молодых, так и взрослых лошадей. Несмотря на то, что у лошади есть врожденные умения, их одних недостаточно; лишь их модификация и пополнение способны обеспечить успешное выживание индивидуума.

Именно способность к обучению была той характеристикой, которая сделала лошадь идеальной для одомашнивания. Существует возможность разностороннего тренинга лошадей. Усвоенный ими навык запоминается надолго. Кроме того, лошади сильно отличаются друг от друга. Пол не особо влияет на способность к обучению и память, скорее они передаются по наследству[1].

Первичные впечатления оказывают сильное воздействие на поведение лошади. Особенно важны впечатления о боли и страхе. Тренеры хорошо знают, что даже единичный случай, связанный с новой амуницией или местом занятия, в дальнейшем может спровоцировать у лошади проявление беспокойства в аналогичных обстоятельствах. В некоторых случаях неприятные воспоминания дают о себе знать в течение многих лет. Для того чтобы преодолеть негативные последствия, необходим грамотный тренинг. С другой стороны, позитивный опыт укрепляет последовательное воздействие и обучение. Как было упомянуто ранее, если с жеребятами от рождения занимались люди, знакомя их с окружающим миром и подготавливая правильные реакции на различные раздражители, жеребята становятся ручными и гораздо более независимыми от матерей. Это проявляется в их стремлении осваивать и изучать окружающий мир[2].

Несмотря на то что обучение является длительным процессом, исследователи находят удобным разделить этот феномен на несколько категорий. Т.н. «типы» обучения делятся на следующие категории:

– адаптация, привыкание;
– сенсибилизация, активация;
– выработка условного рефлекса (рефлекс Павлова);

[1] Marder & Price 1980, Wolff & Hausberger 1996
[2] Waring 1972



– выработка оперантного (инструментального) условного рефлекса;
– скрытое обучение;
– образование новой адаптивной реакции на основе интуиции (инсайт);
– социальное обучение (имитация).

Иногда для обучения тому ли иному навыку существует лишь краткий период, до или после которого для усвоения потребуется намного больше усилий, как, например, в случае социального импринтинга. Далее следует обзор всех этих свойств в отношении обучения и запоминания у лошадей[3].

### Привыкание

Первый тип обучения, очевидный у новорожденных, это адаптация. Этот навык возникает вскоре после рождения и заключается в уменьшении реакции на повторяющееся воздействие раздражителей. В частности, жеребенок перестает избегать прикосновения и разрешает беспрепятственно трогать свое тело, например, допускает мягкий груминг со стороны человека или матери. Лошади привыкают к повторяющимся стимулам, действию которых они подвергаются достаточно часто и не имеющим негативных последствий. Таким образом животное адаптируется к изначально пугающим звукам, объектам и многим другим раздражителям в окружающей среде. Иногда происходит обобщение (генерализация) раздражителей. В этом случае не возникает испуга по отношению к новым стимулам, которые похожи на те, к которым лошадь уже адаптировалась.

Первоначальный тренинг лошади в любом возрасте начинается с привыкания. Лошадь должна привыкнуть к близкому контакту с человеком, к снаряжению, используемому во время тренировки, а также к обстановке, где будет происходить обучение. Многие тренеры начинают работу с лошадьми с демонстрации им раздражителей, связанных и ассоциирующихся с занятиями. Многократно повторяется воздействие тактильных, звуковых и визуальных стимулов. Спустя некоторое время страх и агрессия лошади заметно уменьшаются за счет привыкания.

### Выработка условного рефлекса

По мере того как лошадь учится игнорировать часто повторяющиеся раздражители, не причиняющие ей вреда, она также обучается тому, что некоторые из них (РБП – раздражители без последствий) регулярно ассоциируются со стимулами, требующими реакцию (РТР – раздражители, требующие реакцию). Постепенно лошадь начинает реагировать на РБП, не дожидаясь РТР. Это развитие ассоциации раздражитель-реакция называется выработкой

[3] Voith 1986, McCall 1990

условного рефлекса. РБП – условный (сигнальный) раздражитель, РТР – безусловный раздражитель.

Примеры выработки условного рефлекса у лошадей встречаются часто, но недостаточно изучены. Жеребята, нуждающиеся в медицинском лечении, быстро учатся тому, что после того как щелкнула дверная задвижка, приходит человек, совершающий болезненные процедуры, и начинают отступать еще до его появления. Лошади, живущие в денниках, тоже обучаются распознавать звуки и деятельность, предшествующие кормлению; они реагируют на эти раздражители движениями головы и копанием, проявляя нетерпение в ожидании корма. Во время тренинга и ухода лошади учатся предугадывать команды и меняют свое поведение, потому что воспринимают незаметные сигналы, подаваемые человеком. Когда временной фактор сочетается с повторяющимся событием, таким как появление конюха, лошадь ассоциирует время с событием и начинает демонстрировать предвосхищающую бдительность.

## Выработка инструментального условного рефлекса

Инструментальный условный рефлекс (также известный как оперантный) определяет поведение лошади, на которое влияет последовательность происходящих событий. Обычно в ответ на реакцию лошадь получает либо вознаграждение, либо наказание. Таким образом, она учится поступать так, чтобы получать награду и не быть наказанной. Подкрепление (и положительное, и отрицательное) увеличивает вероятность развития определенного поведения. Наказание действует по-иному; оно снижает частоту ответных действий. Награда является формой положительного подкрепления: животное будет стремиться повторить то поведение, за которым последовало вознаграждение. Негативное подкрепление – это событие, от которого лошадь будет стараться избавиться или избежать. Например, экспериментально обучили лошадь осаживанию на 1 метр за 3 секунды по свистку[4]. Лошадь осаживала, чтобы не получить удар в грудь жердью (негативное подкрепление); в то же время, лошадь приучили стоять спокойно при звуке сирены с помощью вознаграждения лакомством (позитивное подкрепление). Методом проб и ошибок или благодаря манипуляциям человека лошади учатся отвечать на разные команды, открывать закрытые ведра, чтобы добыть корм, нажимать на рычаг, чтобы напиться из автопоилки, различать похожие предметы, а также осуществлять или не осуществлять иные действия.

Способность лошадей применять оперантное обучение в их повседневной жизни можно проиллюстрировать на примере 23-летней кобылы, которую я

[4] Popavski & McCall 1989



изучал в Мюнхенском университете[5]. Эта кобыла вместе с несколькими другими лошадьми на конюшне начала периодически перед едой макать сено в воду. Кобыла брала из кучи на полу клок сена и клала его на бетонную полку, расположенную в задней части ее денника. Затем она проталкивала сено вдоль полки к небольшой автопоилке, прикрепленной к задней стенке. Резцами она брала небольшое количество сена, макала в воду и жевала. Иногда кобыла макала клок несколько раз. Затем она проглатывала сено, и процесс повторялся. С каждым маканием кобыла нажимала на рычаг автопоилки, и вскоре вода переливалась через край, растекалась по полке и полу денника.

Подобное поведение не является стандартным и не возникает беспричинно. Смачивание сена было вызвано определенной мотивацией. Свежескошенную траву кобыла никогда не клала на полку и не мочила. Когда же кобылу начинали снова кормить сухим сеном, она мочила его, погружая клок в воду в среднем 5,1 раза в минуту в процессе еды. Когда автопоилку отключили, и у кобылы пропал источник воды, попытки мочить сено постепенно пошли на убыль (см. рис. 7.1). Как только автопоилку включили, привычка сразу восстановилась. Чтобы определить, связана ли эта привычка с конкретной автопоилкой, я перекрыл ее и поставил под полкой два ведра с водой. Вскоре кобыла стала постоянно мочить сено в ведрах (см. рис. 7.2), предпринимая редкие попытки помочить его в автопоилке. Когда кобыла заметила, что повернули кран, включающий автопоилку, она начала мочить сено исключительно в ней. Таким образом, кобыла продемонстрировала способность использовать знания, полученные ею в процессе обучения.

В исследовательской конюшне Карбондэйла (Южно-Иллинойсский университет) переключатели и кнопки, расположенные в досягаемости проворных верхних губ лошадей, пришлось прикрывать кожухом, потому что лошади нажимали на них. Кроме того, на некоторых дверях денников были установлены двойные замки, чтобы лошади, научившиеся открывать зубами один замок, не смогли выйти наружу. Наблюдали за мерином, который научился открывать перекладину, запирающую его денник, для того чтобы присоединиться к кобыле, стоящей рядом[6].

Часто лошади получают доступ к еде, закрытой в контейнере, открывая его ртом, верхней губой или всей мордой. В ходе тестов было обнаружено, что лошади быстро накапливают опыт в открывании закрытых контейнеров с кормом, и техника достигает совершенства за 3–4 попытки, особенно в возрастной группе 5–14 лет[7]. В некоторых случаях способность удерживать накопленные знания сохранялась от полугода до года.

Иногда лошади учатся обращаться с предметами во время игры с другими лошадьми. Это начальная стадия использования инструмента. Наблюдали за

Waring 1974
Koegel 1954
Gardner 1933

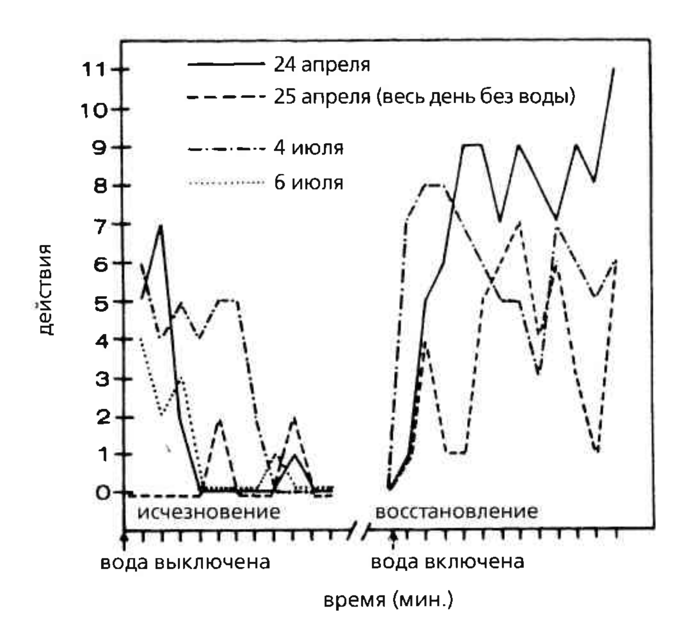



**Рис. 7.1.** Экспериментальное погашение и последовательное восстановление обусловленной привычки кобылы мочить сено в автопоилке. Привычка исчезла, когда воду убрали, и восстановилась, когда кран снова открыли. (Waring 1974)

взрослым мерином, который несколько раз поднимал, целился и тряс деревянной жердью в направлении другой лошади[8]. Замечали, как молодой мерин зубами поднимал резиновое ведро, подходил к пасущейся кобылке и хлопал ее ведром. В конце концов кобылка стала вести себя агрессивно и прекратила эту игру, в которую мерин успешно играл на протяжении 2 дней[9].

Для исследования инструментального обучения было проведено множество экспериментов, включая отдельные тесты, такие как обучение путем избегания, исключения и лабиринты.

Подкрепление (если оно было предусмотрено) давали как после каждого правильного ответа (непрерывное подкрепление – НП), так и после нескольких желаемых реакций (фиксированное подкрепление – ФП, или варьирующееся подкрепление – ВП), или после правильного ответа, данного спустя определенный период времени (фиксированный интервал – ФИ, или варьирующийся интервал – ВИ).

В экспериментах использовался аппарат с рычагом, на который лошади должны были нажимать. Как и в тестах на свободные оперантные реакции, проводимых с другими животными, было обнаружено, что лошади дают сравни-

[8] Dark 1972.
[9] Gertrude Hendrix (персональные комментарии).



тельно стабильные ответы при использовании ВП и ФИ. При использовании ФИ была очевидна упреждающая реакция[10]. Удалось успешно осуществить развитие привычки нажатия на панель у трех меринов при использовании процесса самоформирования[11].

Было проведено исследование 8-месячного жеребенка, действующего методом проб и ошибок, перед которым находилось 4 выхода (двери). Каждый раз открывалась лишь одна дверь. Тесты показали, что в 86% случаев лошадь фокусировала свои усилия на 1 или 2 закрытых дверях[12]. Позднее была обнаружена подобная тенденция к упорству у лошадей, которые столкнулись с проблемой вынужденного обхода[13]. Альтернативные решения приходили не сразу.

В исследованиях лошадей квотерхорс использовали Т-образный лабиринт[14]. Две группы тестировались в течение 20 дней подряд. Им давали задания на размещение и исключение. Затем следовал 10-дневный перерыв, во время которого происходило затухание выработанного навыка. Процедура повторялась,

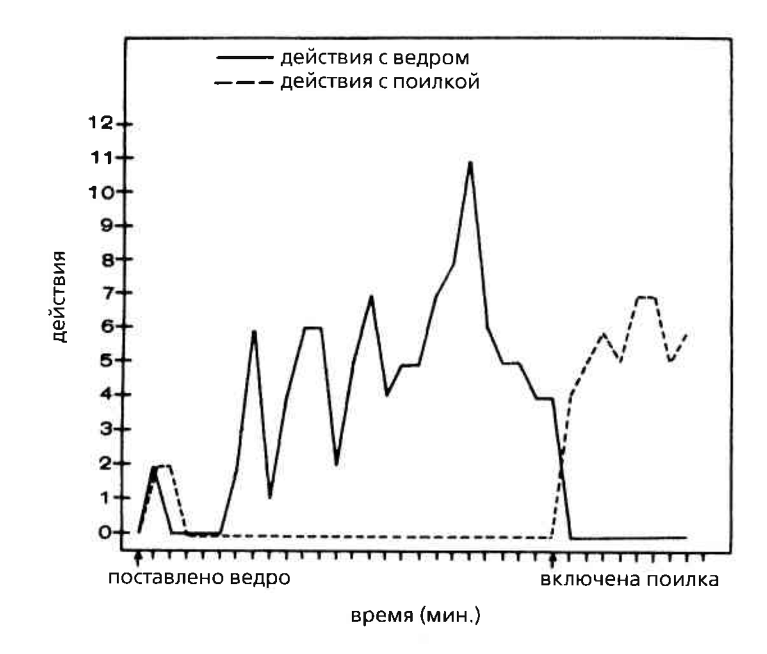



**Рис. 7.2.** Развитие привычки мочить сено при появлении нового источника воды, затухание привычки мочить сено в автопоилке, затем полное переключение на первоначальный источник воды, когда кобыле был предоставлен выбор. (Waring 1974)

[10] Myers & Mesker 1960.
[11] Miyashita и др. 1999.
[12] Hamilton 1911.
[13] Williams 1957.
[14] Heird 1986a.

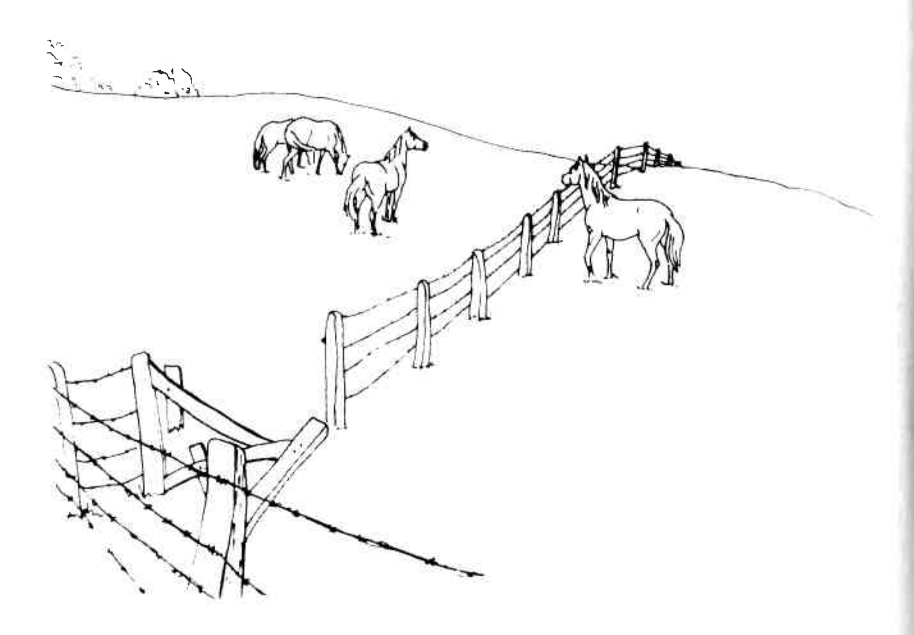


**Рис. 7.3.** Лошади предпочитают стоять на месте вместо того, чтобы искать альтернативные пути решения, если понадобился обход.

пока обе группы не выполнили оба задания дважды. В задании на исключение внутри лабиринта лошадям рядом с «правильной» стороной подавали визуальные сигналы. «Правильная» сторона изменялась от теста к тесту в течение дня. В задании на размещение в том же Т-образном лабиринте лошадям не подавали никаких сигналов; лакомство помещали в одном из ответвлений лабиринта. Каждый день эта сторона менялась. Данные показали, что обучение происходило быстрее при выполнении задания на исключение, чем на размещение. Скорость усвоения навыков, связанных с лабиринтом, у разных лошадей отличалась, но после выработки они надолго запоминали решение[15].

В 1981 году в исследовании способностей к обучению молодых лошадей квотерхорсов использовали замкнутый лабиринт Гебба-Вильямса[16]. Внутри лабиринта изменяли расположение разделителей. Перед лошадьми ставилось 12 задач. Наиболее успешно однолетки выполняли задания, имеющие прямое визуальное решение. Многое зависело от индивидуальных способностей. Иногда лошади достигали асимптоты на 4-й или 5-й попытке, а затем некоторое время исследовали лабиринт, вместо того чтобы двигаться непосредственно к цели (ящик с лакомством).

[15] Mannier & Alexander 1994
[16] McCall 1981



Чтобы оценить способность лошадей к обучению, использовался и двухкомпонентный лабиринт. Когда лошадь входила в первую часть такого лабиринта, ей нужно было слева или справа обойти перегородку, чтобы перейти во вторую часть. Одна дорога вела на выход, другая в тупик. Такой лабиринт был использован в 1977 году в эксперименте с 37 годовалыми меринами[17]. Сначала в ходе 5 попыток нужно было выбрать обход препятствия справа; количество задержек реакции и ошибочных ответов снижалось. Затем надо было выбрать обход слева. Задержка и ошибки тоже снижались, но после трех попыток их количество было все еще сравнительно велико. Лошади имели тенденцию обходить препятствие справа. Тогда был применен отрицательный стимул (разрядка огнетушителя) каждый раз, когда лошадь заходила в тупик. В течение последующих трех попыток количество ошибок сокращалось, но задержка реакции оставалась. Исследуемые лошади получали корм, содержащий 10, 13, 16 и 19 процентов протеина. Рацион не оказал существенного влияния на результаты. В другом исследовании, в котором так же применялись двухкомпонентный лабиринт и техника избегания шока, не было обнаружено корреляции между способностью к обучению и положением лошади в иерархической пирамиде[18].

Большинство исследований на способность лошадей к обучению велись с помощью метода исключения. В одном эксперименте перед лошадьми ставили три накрытых коробки; лошади учились тому, что коробка с зерном всегда накрыта черной тканью[19]. Если ткань висела низко перед лицевой стороной коробки, среднее количество ошибок у 44 исследуемых лошадей увеличивалось в два раза (с 11 до 22). Когда ткань подвешивали над коробкой, количество ошибок увеличивалось в 4 раза[20]. В другом эксперименте роль черной ткани играло большое ведро, в результате подопытные лошади (56) демонстрировали сходную тенденцию; ошибки совершались чаще, когда сигнальный предмет находился над коробкой с кормом[21].

В 1974 году перед лошадью поставили задачу нажать по очереди на два прямоугольника (черный и белый), подвешенные к потолку на уровне ее носа и на расстоянии 1 метра[22]. В качестве подкрепления использовалось зерно. Реакция была сформирована за 2 дня в течение 15-минутных обучающих сессий. После семи последующих сессий той же продолжительности вместо НП стали применять ФП (черный-белый-черный или белый-черный-белый), затем от лошади стали требовать реакции на белый-черный-белый-черный, перед тем как дать лакомство (подкрепление типа ФП4). В первую сессию ФП4 было дано 244 последовательных ответа, во вторую 292. Во время эксперимента ин-

[17] Kratzer 1977
[18] Haag и др. 1980
[19] Gardner 1937a
[20] Gardner 1937b
[21] Gardner 1942
[22] Nobbe 1974

тенсивность реакции неуклонно возрастала, даже если между сессиями были недельные интервалы.

В следующем эксперименте от пары лошадей требовали, чтобы они научились различать две кормушки разного цвета (черная стояла справа, белая – слева), после того как они усвоили, что в одной из кормушек находится сено[23]. Последующие тесты заключались в формировании обратной реакции. Обе подопытные лошади легко выполнили задание. Одна из лошадей совершила меньше двух ошибок в серии из 9 тестов, решая задачу на перестановку. У второго животного было 2 ошибки на 5 экспериментов. Наблюдалось быстрое сокращение количества ошибок в ходе решения последовательных задач на перестановку. В другом исследовании была обнаружена плохая способность к различению при выполнении подобных задач у годовика и 7 двухлетних лошадей[24].

Проводили исследования связи между способностью к обучению и физической кондицией лошади[25]. Были отобраны лошади, получающие плохое питание, которых изначально разделили на группы «тощих», «средней упитанности» и «толстых»; перед тестированием с помощью дискриминационной обучающей задачи их хорошо кормили и содержали. Количество концентрированных кормов в группах «толстых» лошадей и лошадей «средней упитанности» было подобрано так, чтобы животные приобрели требуемую кондицию. Тестирование показало, что в первых двух группах способность к обучению была приблизительно одинаковой. Однако в группе «толстых» лошадей наблюдался больший процент ошибок, который можно объяснить недостатком мотивации.

Был повторен[26] проведенный ранее[27] эксперимент по исследованию способности 26 лошадей квотерхорсов решать инверсивные задачи (задачи с обратной перестановкой условий). Для каждой лошади было подсчитано среднее количество попыток (КП) и среднее количество ошибок (КО), необходимых для прохождения теста. На основании этих данных был вычислен сравнительный индекс способности к обучению (СИСО) (1000/КП/КО). Тренер выставил собственную субъективную оценку обучаемости (от 1 до 6). Линейный анализ регрессии подтвердил сокращение количества КО и КП (погрешность $< 0{,}01$) в течение 21-дневного периода прохождения теста, что свидетельствовало о формировании навыка. Наблюдалась очевидная разница (погрешность $< 0{,}05$) по количеству КП между женскими и мужскими особями. Предполагалось нарушение мыслительной концентрации, связанной с эструсом, по крайней мере, у некоторых кобылок. Значительная корреляция между оценкой обучаемости и измеренными способностями к обучению (КП, КО, СИСО) была очевидна у жеребчиков и меринов, но не у кобылок.

[23] Warren & Warren 1962.
[24] Sappington и др. 1997.
[25] McCall 1989
[26] Fiske & Potter 1979
[27] Warren & Warren 1962



В 1975 году с помощью черно-белых шаблонов был проведен тест, в результате которого пришли к выводу, что лошади лучше обучаются решать пространственные дискриминационные задачи (когда положение шаблона оставалось неизменным, а сам шаблон менялся), в отличие от визуальных заданий (в которых был важен именно шаблон, а не его расположение[28]). Лошади продемонстрировали прогрессирующее улучшение своей способности учиться решать любой вариант обратной задачи, хотя обратные задачи по визуальному различению оказывались более сложными для обучения, чем пространственные.

Распознавание узоров было исследовано в 1958 году, когда исследователь обучил лошадь, осла и зебру распознавать 20 пар узоров для того, чтобы получить лакомство[29].

Лошадь научилась распознавать все 20 пар, осел 13, зебра 10. При испытании памяти в конце занятия, в течение которого каждая пара появлялась в

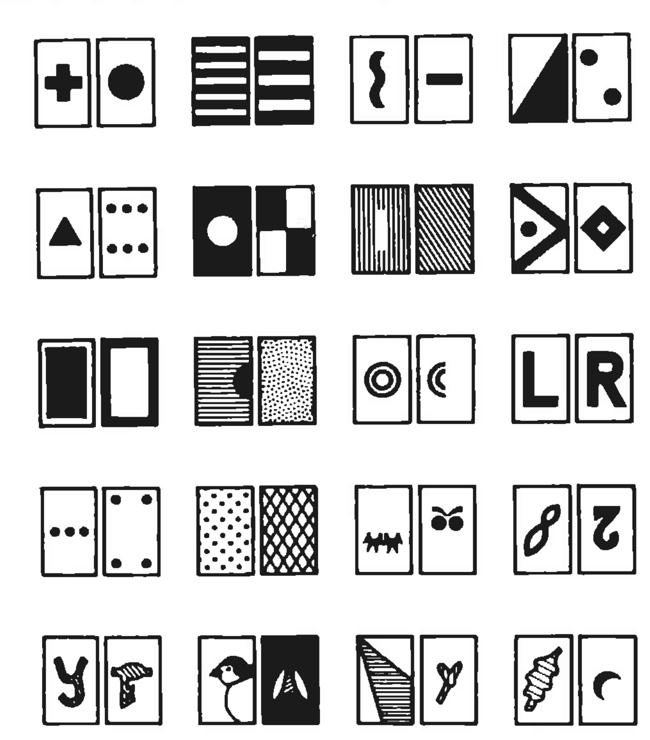



**Рис. 7.4.** Пары карточек с узорами, которые использовались в дискриминационных тестах. За выбор левой карточки лошадь получала лакомство

[28] Voith 1975
[29] Giebel 1958

произвольном порядке всего 30 раз, лошадь продемонстрировала блестящие результаты с четырьмя парами и распознавание одного узора в 73% случаев. Повторные тестирования спустя 3, 6 и 12 месяцев показали, что лошадь помнила, по крайней мере, 19 пар узоров.

В 1966-м при тестировании 7-летнего мерина пони были получены аналогичные результаты[30]. Повторные пробы состоялись через 1, 3 и 6 месяцев. Через месяц было утеряно 11,5% изученной информации, однако за последние 5 месяцев было утрачено лишь 3,5%. При демонстрации 20 пар узоров пони давал правильные ответы в 77% случаев.

В 1966 году в ходе эксперимента пони по имени Диксон научили различать узоры[31]. Мерин научился обучаться. Чтобы распознать первую пару узоров, ему потребовалось большое количество попыток, но когда пони усвоил правила игры (распознавание пары ведет к вознаграждению), ошибки стали реже. Начиная с 6-й и заканчивая 20-й парой, пони потребовалось лишь 1 или 2 попытки, чтобы научиться их распознавать.

В аналогичном эксперименте, поставленном в 1975 году, тоже была обнаружена тенденция к прогрессивному улучшению последовательного изучения пар изображений, хотя и не столь явная, как в случае с Диксоном[32]. После изучения всех рисунков было проведено повторное тестирование без положительного подкрепления. 2 кобылы показали точность 77%. Когда одну из кобыл подвергли повторному тесту спустя 12 месяцев, она реагировала вяло, и результаты испытаний оказались близкими к случайным. Положительное подкрепление улучшило показатели не намного. Несмотря на то, что лошадь неаккуратно выполнила тест, она не забыла, как работает тестовый аппарат. В фокусе другого исследования, проведенного в 1999 году, стоял вопрос «все ли лошади могут отличить концептуальную схожесть раздражителей»[33]. Лошадей учили отличать плоский черный шаблон с пустотой в центре от шаблона той же формы и цвета, но сплошного, без пустот. Лошади последовательно изучили 15 пар шаблонов разной формы. При этом практически не было допущено ошибок. Все говорило о том, что показанные результаты не являются случайностью, что лошади действительно научились отличать раздражители. Лошади, исследуемые в другом эксперименте, успешно изучили концепцию схожести[34]. Когда им демонстрировали 3 объекта, из которых два были сходны между собой, они безошибочно выбирали их, игнорируя непохожий объект, даже в случае, если менялась обстановка эксперимента.

[30] Dixon 1966
[31] Harlow 1949
[32] Voith 1975
[33] Hanggi 1999a
[34] Flannery 1997



В 1980 году было проведено оригинальное исследование способности лошадей визуально различать рисунки[35]. Среди исследованных 16 животных лошади породы квотерхорс продемонстрировали лучшие по сравнению с чистокровными лошадьми результаты. Способность к обучению с возрастом снижается. Связи между способностью к обучению и доминантностью обнаружено не было. Заставляя предполагать феномен метода обучения, обучение шло быстрее при второй дискриминационной задаче, чем при первой. Хотя исследования и их объекты могут быть различными, феномен метода обучения часто становится очевидным в результатах исследований[36].

Проводились исследования с использованием задачи различения узора с возможностью двух выборов, чтобы проверить, способна ли лошадь, которая обучается, глядя на узор сначала только одним глазом, впоследствии правильно решить задачу, задействовав только другой глаз[37]. Тестируемые животные продемонстрировали высокий уровень интерокулярной передачи информации, как в четырех стандартных тестах, так и в реверсивных.

Лошади применяют способность к различению в повседневной жизни, например, кобыла отличает своего жеребенка от чужого[38]. На пастбище многие лошади внимательно выбирают и сортируют растения, чтобы поедать какой-то конкретный вид. Такие черты поведения связаны с обучением. Было обнаружено, что лошадей можно с легкостью обучить избегать одно из двух одинаково вкусных растений. Каждой исследуемой лошади неоднократно предлагались два вида растений, и за неверный выбор следовало мягкое наказание. Хотя лошади научились делать различие, им потребовалось различное количество попыток для достижения успеха, а также различное количество случаев наказания[39].

Было проведено изучение выработки отрицательного навыка у лошадей, которые учились избегать сравнительно неизвестной пищи, ассоциирующейся у них с заболеванием[40]. Лошадей исследовали в трех ситуациях: болезнь наступала немедленно после поедания корма; заболевание начиналось спустя 30 минут; и болезненное состояние могло быть вызвано потреблением одного из трех видов пищи, скармливаемых одновременно. Чтобы вызвать недомогание, внутримышечно вводили апоморфина гидрохлорид; в контрольных случаях таким же образом вводили раствор хлорида натрия. В качестве тестового корма использовались кукуруза, гранулы люцерны, комбикорм и мюсли. Животные научились избегать корма после немедленной инъекции апоморфина. Реакция отрицания не возникла при введении средства спустя 30 минут. Когда тестовую пищу смешали со знакомым кормом (овсом и соевой мукой), лошади научились избегать

[35] Mader & Price 1980
[36] Heird и др. 1981; 1986a
[37] Hanggi 1999a
[38] Leblanc & Bouissou 1981
[39] Marinier 1980
[40] Houpt и др. 1990

люцерновых гранул, но не кукурузы, из чего исследователи сделали вывод, что реакция отрицания скорее вырабатывается на менее вкусный корм.

В 1956 году Попов заявил, что протестированные им лошади способны различать малейшие изменения раздражителей (акустических, визуальных или тактильных). Другой исследователь, изучая способность лошадей отвечать на подобные раздражители, сконструировал устройство с рычагом, имеющее размеры лошади[41]. Каждую из трех кобыл, участвовавших в эксперименте, научили нажимать на рычаг, чтобы получить лакомство. Все кобылы справились с задачей за 1,5–2 часа. Затем кобыл научили, что лакомство дадут, если они нажмут на рычаг после того, как загорится лампочка, раздастся гудок или произойдет тактильная стимуляция. К концу 21-дневного периода все кобылы усвоили урок с тем или иным успехом. Затем одну кобылу оставили в экспериментальной комнате в постоянном свободно-оперантном положении, обусловленном только визуальной стимуляцией. Качество прохождения теста за пять дней улучшилось с 66,9% до 94,4%.

Для того чтобы исследовать, возникнет ли генерализация (обобщение) при реакции на тактильный стимул, лошадей научили реагировать на легкое похлопывание по спине, в определенном месте[42]. Лошади не проявили склонности к обобщению и впоследствии предпочитали реагировать на тактильный стимул в первоначальной области, нежели на схожий тактильный стимул на каком-либо ином участке спины.

Проводились исследования способности к обучению жеребят на ранней стадии[43]. Взаимосвязи между способностью к обучению жеребенка и потерей им матери обнаружено не было. Жеребята-сироты прошли лабиринт с тем же успехом, что и жеребята с матерью. Исследовали 2-летних лошадей в течение 10-дневного периода, и все они сумели обучиться[44]. Но те лошади, которые много общались с человеком, показали существенно более высокие результаты в обучении (больше правильных ответов), чем те, за которыми мало ухаживали люди. В ходе одного эксперимента 4,5-месячных жеребят разделили по степени общения с человеком и последующему отнятию от матерей; различия в способности к обучению обнаружено не было[45]. Исследование, проведенное в 1999 году, показало, что 2-летние лошади, общавшиеся с человеком, демонстрировали лучшую управляемость и испытывали меньший стресс[46]. Жеребята, за которыми люди ухаживали с 2-недельного возраста, преуспевали по сравнению с теми, за которыми уход начался в 10 месяцев (см. *Манипуляции с поведением*).

Зачастую для обучения лошадям требуется несколько попыток. Но каково должно быть их количество в течение одной сессии, чтобы обучение было эффективным?

[41] Yeates 1976.
[42] Dougherty & Lewis 1993.
[43] Houpt и др. 1982.
[44] Heird и др. 1986b.
[45] Mal и др. 1994.
[46] Jezierski и др. 1999.



Было проведено исследование, в ходе которого систематически варьировали количество попыток за сессию[47]. Ученые пришли к заключению, что для эффективного обучения необходимо умеренное количество повторов. Если речь шла о выработке реакции отрицания, то наиболее эффективным оказалось 16 повторов (чтобы обучить лошадь за меньшее количество уроков).

Обучение может проводиться путем часто повторяющихся занятий или иметь длительные промежутки между сессиями. В 1980 году было проведено исследование эффективности такой временной протяженности учебного процесса[48]. Лошади учились отвечать на визуальный или звуковой раздражитель, чтобы избежать разряда электрошока. Некоторые животные занимались ежедневно, другая группа два раза в неделю, третья только один раз в неделю. Лошади, обучающиеся один раз в неделю, усвоили навык за сравнительно меньшее количество сессий, чем те, которые тренировались ежедневно, несмотря на то, что с момента начала занятий прошло гораздо больше времени (поскольку процесс обучения растянулся на несколько недель). Скорость обучения лошадей, занимающихся дважды в неделю, была средней между первой и второй группой.

В заключение можно сказать следующее. Выработав у лошадей инструментальный рефлекс, можно научить их выполнять многочисленные задачи на различение, в т.ч. проходить лабиринт и демонстрировать реакцию избегания. В некоторых случаях навык запоминается надолго. Если лошадям предоставляется несколько вариантов возможного решения на выбор, они предпочитают сконцентрировать свои усилия на одном-двух вариантах и действовать методом проб и ошибок. Привычка вырабатывается быстро. Существуют индивидуальные особенности в обучении; некоторые породы учатся быстрее (данная тема требует дополнительных исследований для получения большего количества данных). Разницы по половой принадлежности обнаружено не было. Молодые, но не обязательно самые молодые животные легче поддаются обучению, чем пожилые. Иерархический ранг не влияет на способность к обучению. Несмотря на то, что изначальное решение задачи может потребовать трудного процесса обучения, последующие схожие задачи решаются гораздо быстрее. Лошади лучше обучаются, когда между уроками есть перерывы, чем при концентрации занятий на коротком временном промежутке.

## Скрытое обучение, интуиция (инсайт), социальное обучение

Скрытое обучение – это ассоциация раздражителей или ситуаций с навыками, усвоенными ранее без какого-либо очевидного подкрепления. Оно ча-

[47] McCall и др. 1993.
[48] Rubin и др. 1980.

сто происходит, когда животное знакомится с окружающей средой. Например, во время исследования лошадь может узнать многое о предметах и географических особенностях местности обитания; в то же время никакого очевидного подкрепления она не получает. Но впоследствии полученная информация будет использована для успешного выживания. Например, в полдень лошадь сможет отдохнуть в тени дерева, которое она обнаружила утром.

Владельцы лошадей часто бывают свидетелями того, что лошадь демонстрирует осведомленность или умение, которые выходят за рамки программы ее обучения, или же проявляет это намного позже, когда обучение уже было прекращено. Например, отмечалось следующее: кобыла, которую напрыгивали, заболела, пришлось сделать 9-месячный перерыв в тренировках[49]. После возобновления тренировок лошадь демонстрировала навыки и осведомленность, которые выходили за рамки предыдущих тренировок. За время перерыва кобыла полностью усвоила полученные знания[50].

В 1968 году Хендрикс стала свидетелем проявления скрытого обучения и формирования концепции[51]. Однажды она решила обучить нервную лошадь манежному галопу, используя четыре ровных участка земли, в конце каждого из которых находился крутой холм. Она надеялась, что крутой подъем поможет ей контролировать лошадь, если та сорвется в карьер. На первых двух ровных участках ей удалось успешно сделать репризу шаг-рысь-шаг между участками, на которых делался галоп. Когда лошадь увидела третий ровный участок, она начала всхрапывать, сгибать голову и двигаться в оживленной манере. Она предчувствовала, что сейчас последует команда подняться в галоп.

Хендрикс описывает и случай с другой лошадью, которую постоянно просили останавливаться у края дороги. Команда идти далее через дорогу следовала лишь тогда, когда на дороге прекращалось движение машин. Однажды всадник подумал, что на дороге нет машин и выслал лошадь вперед без остановки, однако лошадь отказалась переходить дорогу. Лошадь заметила приближающуюся машину и не пошла вперед, пока та не проехала. Похоже, лошадь начала ассоциировать остановку у края дороги с проезжающим мимо транспортом, а не только с командой всадника.

Способность лошадей интуитивно решать задачи, основываясь на комбинации полученных ранее знаний, не подвергалась систематическому изучению. Можно вспомнить анекдотические случаи, описывающие замысловатые схемы, с помощью которых лошади избавляются от неопытных всадников. Упоминавшаяся ранее кобыла, которая мочила сено, интуитивно смогла приспособиться и использовать вместо автопоилки ведра с водой, когда ту отключили.

[49] Williams 1957
[50] Hendrix 1968
[51] Glendinning 1977



Обучение с помощью компаньона называется социальным. Таковыми являются имитация и наставление (дисциплинирование). Наблюдали за тем, как осиротевшие жеребята начинали пастись, только когда их выпустили со старшими лошадьми[52]. Хотя в одном исследовании было обнаружено, что метод проб и ошибок при выработке у жеребенка навыка выбирать растения на пастбище используется чаще, чем подражание[53]. Иногда подражание приписывают лошадям, которые начинают прикусывать или демонстрировать медвежью качку. Однако отсутствуют экспериментальные подтверждения того, что недостатки развиваются вследствие подражания другим.

Некоторые экспериментальные исследования были проведены в отношении обучения при наблюдении. В 1983 году было проведено исследование, в ходе которого одной группе лошадей позволяли в течение 5 дней наблюдать за другой группой, правильно выполнявшей задачу на различение (дискриминационную задачу)[54]. По истечении 5 дней первой группе тоже предложили решить эту задачу. Между группами была замечена лишь небольшая разница в количестве ошибок. У группы наблюдателей оно изначально было немного меньше, чем в контрольной группе, что свидетельствует о том, что лошади, вероятно, способны обучаться с помощью наблюдения. Однако убедительных данных в ходе этого исследования выявлено не было. В следующем эксперименте лошадь-наблюдатель смотрела, как другая лошадь отыскивает в одном из ведер зерно (одно ведро было черное, другое белое)[55]. Существенной разницы в скорости обучения лошадей обнаружено не было. Наблюдение не повлияло на процесс обучения. К такому же выводу пришли позднее Кларк и Линдберг[56].

Вне сомнения, некоторые поведенческие навыки осваиваются быстрее, когда лошади следуют за более опытными членами своего табуна, например – в поиске нового источника воды. Все же, как и с другими формами обучения, необходимы серьезные исследования, прежде чем смогут быть даны определенные объяснения относительно приобретения многочисленных навыков при обучении.

## Импринтинг

Импринтинг – это долгосрочная ассоциация, формирующаяся через обучение во время периода обостренного восприятия в жизни животного. Впервые этот феномен был описан у птиц, затем его обнаружили у многих позвоночных. Подобные навыки могут касаться выбора пищи, места, типа компаньона, ощу-

[52] Glendinning 1977
[53] Marinier 1980
[54] Baer и др. 1983
[55] Baker и др. 1986
[56] Clarke и др. 1996, Lindberg и др. 1999

щения принадлежности к определенному виду (у новорожденных), осознания себя ребенком конкретной матери. Последние два навыка, очевидно, наблюдаются у лошадей и представляют собой форму социального импринтинга (т.н. объектный импринтинг, дочерний импринтинг и первичная социализация). Было установлено, что вкусовые предпочтения в результате импринтинга возникают у жеребят в течение первых 2 месяцев после рождения; поедание материнских фекалий может играть роль в селективной пастьбе[57].

Период обостренного восприятия, во время которого возникает импринтинг, начинается после рождения или вылупления животного из яйца, но у незрелорождающихся видов он может быть отсрочен до определенного уровня развития сенсорной и двигательной системы. Жеребята являются зрелорождающимися, поэтому период обостренного восприятия у них начинается в течение второго часа после рождения[58]. После установления первичной социализации индивидуум становится менее расположен формировать ассоциации с дополнительными объектами; таким образом, повышенная восприимчивость идет на убыль в течение первого дня жизни, но может продлиться еще несколько дней, если жеребенок изолирован от потенциальных компаньонов. После установления первичного социального импринтинга индивидуум больше предрасположен к формированию вторичных связей. Для жеребят типичной формой первичной социальной привязанности является связь с матерью и, следовательно, с представителями собственного вида. Однако в 1949 году Гржимек поставил эксперимент, в ходе которого жеребенка изолировали на 64 дня от соплеменников. Впоследствии, когда у него был выбор, он предпочитал в качестве компаньонов людей. Сведений о том, сохранится ли такое предпочтение к виду, воспитавшему жеребенка, в его взрослой жизни и как такое предпочтение повлияет на его поведение в дальнейшем, не имеется.

У лошадей социальный импринтинг наблюдается не только у жеребят. Этот феномен мы видим у их матерей вскоре после родов. Он заключается в проявлении материнской заботы, хорошо известном в животноводстве. Период повышенной восприимчивости у кобыл начинается с момента родов и заканчивается окончательной идентификацией и установлением связи с новорожденным. Этот период длится час или два после родов. В это время кобыла учится различать своего жеребенка, в том числе с помощью химических сигналов. После окончания периода повышенного восприятия и установления связи между матерью и жеребенком ее уже трудно заставить принять другого новорожденного.

Помимо темы социального импринтинга, можно предполагать существование у лошадей дополнительных периодов острого восприятия для других форм обучения. По мере развития жеребенка, он может проходить стадии

[57] Marinier & Alexander 1995
[58] Waring 1970b



развития, на которых легко и спокойно происходит специфическое обучение – возможно, тому, что важно для выживания или успешного взросления. Необходимы систематические исследования этих возможностей.

## Память

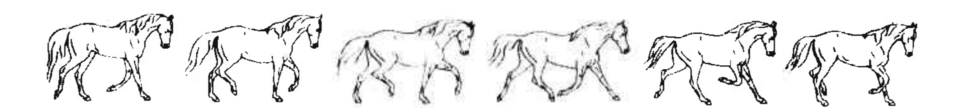
Память часто исследуют на одном из трех уровней: рабочая память, краткосрочная и долгосрочная память. Непосредственно в процессе обучения задействована рабочая память. Отвлечение или потеря внимания нарушает процесс запоминания. Однако если лошадь внимательна и обладает хорошей рабочей памятью, она быстро запоминает навык и может продемонстрировать его через несколько часов (краткосрочная память). Последовательно навык усваивается долгосрочной памятью. Но это происходит не всегда. Физическая или психологическая травма или другие нарушения могут стереть краткосрочную память до того, как она зафиксирует навык на постоянной основе. Тогда он не будет усвоен долгосрочной памятью. Если лошадь демонстрирует навык спустя недели или месяцы после обучения, он усвоен долгосрочной памятью.

Гржимек в 1949 году исследовал память лошадей с помощью эксперимента, в ходе которого корм прятали в одно из трех или четырех ведер, а лошадь наблюдала за этим. После небольшого перерыва лошади должны были сделать выбор. Исследуемых животных ставили в четырех метрах от ведер, стоящих в ряд. Зерно открыто насыпали в ведро. Затем помощник заходил за экран и после небольшого перерыва давал команду подойти. Одна лошадь (кобыла) делала правильный выбор через промежуток, не превышающий 6 секунд. Спустя 15 секунд ее выбор становился близок к случайному. Другой участник (мерин) помнил ведро, в котором находилось зерно, в течение 60 секунд. Годовалая кобылка, которую тестировали с помощью отсроченной двухвариантной процедуры и модифицированного исследовательского аппарата Висконсин, через 24 секунды демонстрировала 80% точность в выборе[59]. К сожалению, исследования были прерваны.

Дальнейшие эксперименты показали, что лошади, обученные выполнять разнообразные двухвариантные дискриминационные задачи, помнят правильные ответы в течение нескольких месяцев без дополнительных тренировок[60]. Однако объем памяти лошадей не был исследован в достаточной степени. Эта характеристика, вне сомнения, индивидуальна и варьируется в зависимости от ситуации. Исходя из того, что лошади реагируют тревогой и страхом на повторение неприятной ситуации, в которой они оказались один-единственный раз несколько лет назад, они обладают существенным объемом долгосрочной памяти.

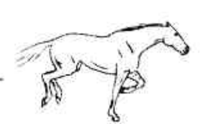
[59] Nobbe 1978
[60] Giebel 1958, Dixon 1966

# Часть III



# Повседневная деятельность

# 8 Отдых и сон



Лошади отдыхают периодически. Во время отдыха они прекращают двигаться и становятся пассивными. Иногда они спят. Суточный цикл сна у лошадей является полифазным, то есть в течение 24-часового периода у лошади может быть более одного периода сна. В целом лошади живут в 24-часовом ритме, который иногда становится ультрадианным, например 4-, 8- или 12-часовым[1].

Жеребята вскоре после рождения ненадолго засыпают. Половину дня 3-месячный жеребенок проводит в коротком периодическом сне[2]. Затем частота периодов сна начинает сокращаться. В основном жеребята спят лежа. В 5-месячном возрасте у них увеличивается доля сна в положении стоя, по крайней мере, в светлое время суток (см. рис. 4.6). Несмотря на это, молодые лошади спят лежа на боку или на груди чаще, чем взрослые.

Взрослые лошади часто отдыхают стоя. Так называемый фиксирующий аппарат (включающий различные связки и сухожилия) в совокупности с запирающим механизмом передних конечностей и переменным, дающим возможность отдыха то одной, то другой задней ноге, дает лошади возможность расслабиться, но при этом не падать[3].

Было обнаружено, что отдых в положении стоя требует меньше энергии по сравнению с лежачим положением[4]. Отдых лежа оказывает нагрузку на сердце, дыхательную систему и другие внутренние органы лошади за счет их сжатия и давления со стороны грунта. Несмотря на это, хотя бы один раз в день лошади предпочитают отдыхать лежа, если им позволяют условия.

Существуют данные о том, что лошади, содержащиеся в денниках, ежедневно проводят лежа на боку 4% и на груди 7,5% времени[5]. Одно исследование показало, что конюшенные лошади лежали в среднем 8,2%

---

[1] Berger и др. 1999.
[2] Tyler 1969.
[3] Adams 1966.
[4] Winchester 1943.
[5] Steinhart 1937.

времени в сутки[6]. В ночной период этот параметр составлял 19,9% времени. Летними ночами проводились наблюдения за лошадьми на пастбище[7]. Содержащиеся на свободе пони проводили 23,5% ночного времени, отдыхая стоя, и 16,5% лежа. Данные, собранные за 3-летний период, показали, что в холодное время года лошади меньше времени проводят лежа и больше отдыхают стоя[8]. Также было обнаружено, что взрослые кобылы чаще отдыхают стоя, чем все остальные лошади другого пола и возраста. За три года популяция наблюдаемых лошадей удвоилась, и наметилась тенденция к уменьшению времени отдыха в лежачей позиции и увеличению доли отдыха стоя.

Когда лошадь отдыхает стоя, как правило, она опирается лишь на 3 ноги, шея и голова опущены (см. рис. 8.1). Мускулы расслаблены, уши развернуты вбок, глаза наполовину прикрыты, губы слегка отвисают. Во время медленного сна глаза закрываются, а шея опускается еще ниже; в предельном положении шея может отклониться от горизонтального положения на 20° или более. Дорсальная поверхность головы может занять вертикальную позицию. Некоторые лошади могут спать в таком положении несколько минут. Вопреки распространенному мнению, лошади не спят на ходу.

В период между пробуждением от сна в положении стоя или когда лошадь начинает дремать, она может улечься на грудь. В таком положении она может уснуть и расслабить голову и шею (см. рис. 8.2, *а*). Если ее сон становится боле глубоким, шея продолжает расслабляться так, что губы и рот иногда соприкасаются с землей (см. рис. 8.2, *б*, *в*). Сон может продолжаться в этой позиции, либо лошадь ложится, вытянув голову еще сильнее вперед и опустив вентральную частью нижней челюсти на землю.

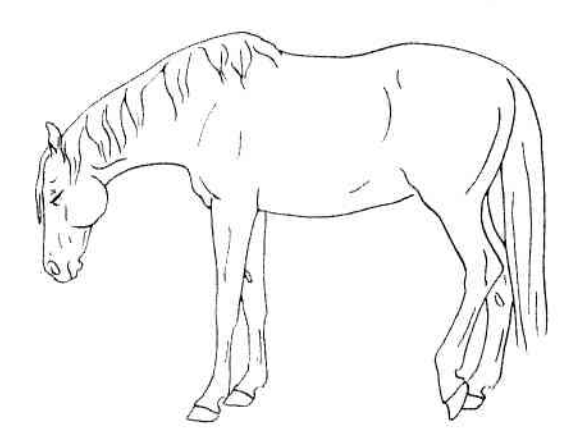


**Рис. 8.1.** На отдыхе лошади распределяют вес тела на 3 ноги.

[6] Ruckebusch 1972

[7] Keiper & Keenan 1980

[8] Duncan 1980



В начальной стадии сна лошади редко ложатся на бок. Они потихоньку засыпают в положении стоя или лежа на груди. После нескольких коротких реприз медленного сна они, наконец, ложатся на бок (см. рис. 8.2, *г*).

В боковом положении одна сторона тела, шеи и головы полностью лежит на земле. Ноги отчасти вытягиваются, глаза могут закрыться, по мере погружения в сон мускулатура тела и лица расслабляется сильнее.

Сон в боковом положении может длиться до 60 минут, однако существуют данные, что в среднем у конюшенных лошадей, за которыми проводилось наблюдение, сон в таком положении длился 23 минуты[9].

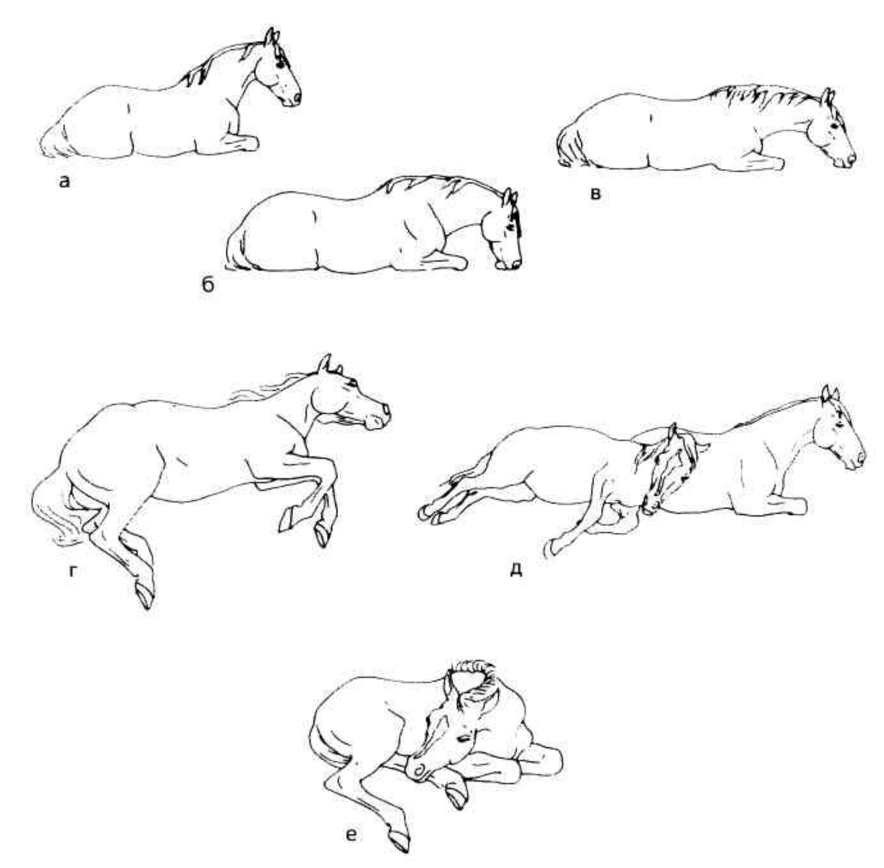



**Рис. 8.2.** Различные позы, в которых отдыхают лошади.

[9] Steinhart 1937

Подобно другим млекопитающим, включая человека, лошади демонстрируют разные фазы сна и бодрствования, включая тревожное бодрствование, дремоту, медленный и парадоксальный сон. Дремота является промежуточным состоянием между бодрствованием и медленным сном. Медленный сон – первоначальная и наиболее частая форма сна. Она наблюдается как в положении стоя, так и лежа; эта фаза предшествует парадоксальному сну. Парадоксальный сон представляет собой глубокую стадию, которая наблюдается в положении лежа на боку, реже на груди. Несмотря на то, что животному трудно проснуться в этой фазе сна, мускульная активность, демонстрируемая в это время, похожа на состояние бодрости.

Было проведено исследование сна лошадей с помощью данных электрокортикографа[10,11]. Обнаружили, что записи парадоксального сна, как и тревожного бодрствования имеют несинхронную низкую амплитуду, низкое напряжение и быструю активность. Медленный сон характеризовался сравнительно синхронной высокой амплитудой, высоким напряжением и слабой активностью. Для состояния дремоты было характерно последовательное смешение низкого напряжения с высокой активностью и высокого напряжения с низкой активностью. Частота сердцебиения и дыхания снижались по мере погружения в глубокий сон. Сердцебиение может участиться во время парадоксального сна (см. табл. 8.1). Также наблюдается подергивание век, конечностей, ушей и лицевой мускулатуры. Когда начинают двигаться веки (сон с быстрыми движениями глаз – БДГ) и глаза – возрастает пульс (тахикардия) и увеличивается частота дыхания (полипноэ). Во время парадоксального сна веки плотно сжаты, тогда как для медленной фазы это необязательно.

**Таблица 8.1. Частота сердцебиения и дыхания у лошади во время сна и бодрствования.** (Ruckebusch 1972)

| Показатель | Тревожное бодрствование | Дремота | Медленный сон | Парадоксальный сон |
|---|---|---|---|---|
| Сердцебиение | 43,5±5,1* | 41,7±2.9 | 39,0±2,9* | 41,8±1,7 |
| Дыхание | 19,6±4,8* | 12,5±2,8* | 9,8±1,7* | 10,0±2,6 |

* $P \leq 0{,}05$

[10] Ruckebusch 1972
[11] Ruckebusch 1970



Мышечный тонус сначала постепенно снижается, скорость снижения растет в середине стадии медленного сна, во время парадоксальной формы тонус мышц остается сравнительно неизменным. Более подробные описания физиологических характеристик см. в работе[12].

Дремлющие лошади восприимчивы к новым звукам, тогда как глубоко спящие просыпаются с трудом. Порог пробуждения от аудиостимуляции возрастает приблизительно в 10 раз при переходе из дремоты к медленному сну[13].

Распорядок ежедневного сна у лошадей зависит от окружающей обстановки и времени года. Некоторые лошади спят только ночью. Индивидуальный распорядок может варьироваться более чем на 5%; разница в распорядке сна у разных лошадей может достигать 10–25%[14]. Многие наблюдатели отмечают, что на свободе лошади в светлое время суток спят в положении лежа так же часто, как и ночью[15,16,17,18]. Наблюдения за пастбищными лошадьми мисаки показали, что в зимний период они отдыхали

**Таблица 8.2. Пропорциональное соотношение сна и бодрствования**

| Общая продолжительность и пропорция | 10-часовой ночной период | 24-часовой суточный период |
|---|---|---|
| **Бодрствование** | | |
| Тревожное бодрствование | 5 ч 14 мин (52,4%) | 19 ч 13 мин (80,8%) |
| Дремота | 1 ч 54 мин (19,0%) | 1 ч 55 мин (8,0%) |
| **Сон** | | |
| Медленный сон | 2 ч 5 мин (20,8%) | 2 ч 5 мин (8,7%) |
| Быстрый сон | 47 мин (78%) | 47 мин (3,3%) |
| **Положение** | | |
| Стоя | 8 ч 1 мин (80,1%) | 22 ч 1 мин (91,8%) |
| Лежа | 1 ч 59 мин (19,9%) | 1 ч 59 мин (8,2%) |
| **Соотношение (в %):** | | |
| Дремота: общее бодрствование | 26,63% | 9,06% |
| Быстрый сон: общий сон | 27,32% | 27,32% |
| **Средняя продолжительность и количество периодов** | | |
| Дремота | 3 мин 56 с (29) | 3 мин 29 с (33) |
| Быстрый сон | 5 мин 13 с (9) | 5 мин 13 с (9) |

[12] Dallaire 1986
[13] Ruckebusch 1972
[14] Ruckebusch 1972
[15] Feist & McCullough 1976
[16] Keiper & Keenan 1980
[17] Tyler 1969
[18] Welsh 1975

больше (27,3%), причем особенно ночью (22,8%). Летом эти показатели составляли соответственно 19,7% и 8,7%[19].

В наблюдениях за жеребцами, содержащимися в конюшне, отмечалось, что они спали только ночью. Данные, собранные с помощью электрокортикографа в период от двух до трех суток в неделю представлены в таблицах 8.2 и на рис. 8.3[20].

Период бодрствования составлял 88,8% времени в сутки, ночью этот показатель равнялся 71,4%. Дремотное состояние, прерывающееся короткими сеансами медленного поедания сена, наблюдалось несколько раз в день. Периоды парадоксального сна продолжительностью в среднем 5 минут повторялись несколько раз за каждый период отдыха. Тахикардия и полипноэ во время быстрого сна возникали вне зависимости от движения конечностей, по всей вероятности, они сопровождали сновидения. Подергивания ушей, ног и глаз, а также судорожные сокращения лицевых мускулов и звуки, издаваемые лошадьми во сне, свидетельствуют о том, что они видят яркие сновидения.

Рацион является одним из факторов, влияющих на распорядок сна и бодрствования у лошадей. Было определено, что пони, которые жили в помещении с контролируемой температурой и световым режимом, имеющие свободный доступ к сену и воде, 4 часа в день отдыхали в положении лежа на груди и 1 час лежа на боку[21]. Когда сено заменили овсом, общее время отдыха в лежачем положении выросло на 20%. Причем увеличилась доля отдыха в положении лежа на груди, а не на боку. Суммарное время (медленный + парадоксальный сон) тоже возросло; быстрый сон занимал 25% от общего количества. Аналогичные результаты были достигнуты после 2- или 3-дневного поста, когда лошади получали только воду.

Уровень стимуляции и скука могут влиять на распорядок сна лошадей. Было обнаружено, что частичная потеря чувствительности увеличивает долю медленного сна у пони; при этом происходит небольшой рост парадоксального сна[22]. Напротив, живущие на свободе лошади могут демонстрировать тенденцию к увеличению дремоты и уменьшению глубокого сна (медленного и парадоксального)[23]. Наблюдение в ночное время за кобылами за две недели до и после родов показали, что кобылы, живущие в конюшне, больше спят в положении лежа на груди (12–13%), чем содержащиеся на пастбище (4–6%). Однако в каждой исследуемой группе

[19] Kaseda 1983.
[20] Ruckebusch 1972.
[21] Dallaire & Ruckebusch 1974a.
[22] Dallaire & Ruckebusch 1974b.
[23] Dallaire 1986.



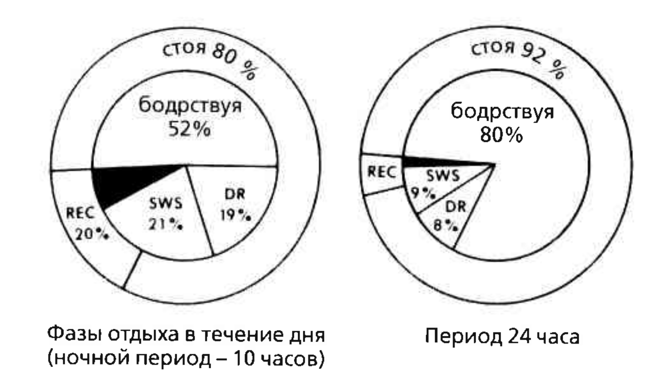


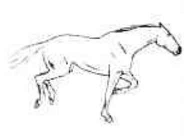

**Рис. 8.3.** Среднее соотношение времени сна и бодрствования у трех жеребцов, которых исследовали в денниках с помощью энцефалографии. Внешний круг – положение, внутренний – относительная продолжительность сна и бодрствования. Фаза парадоксального сна отмечена черным; DR – дремота; REC – положение лежа; SWS – медленный сон. (Ruckebusch 1972)

количество времени сна в положении лежа на груди до и после родов изменилось незначительно. В дородовой период кобылы редко лежали на боку (0–1,4%).

По сравнению с коровами и овцами, живущими на том же пастбище, ритм и продолжительность сна и бодрствования у лошадей отличались. Было замечено, что лошади меньше спят лежа на груди и больше пасутся ночью, чем коровы и овцы[24].

[24] Arnold 1984b

# 9 Поведение во время еды



Поведение во время еды включает в себя как кормление, так и питье. Лошади пьют сравнительно редко. Однако отдых и кормление занимают большую часть их времени. Когда увеличивается время отдыха, соответственно сокращается время поглощения пищи, и наоборот. Время, посвященное принятию пищи, преобладает, когда лошади содержатся на пастбище или на свободе и должны активно заниматься поисками еды, чтобы удовлетворить свои потребности.

Лошади приспосабливаются к разным видам корма и распорядку питания. Они могут выжить в условиях скудного корма и воды, однако предпочитают траву и травянистые растения, как и использование ближайших источников воды. В отличие от жвачных, слепокишечное пищеварение и быстрое поглощение пищи позволяют лошадям сохранять кондицию при рационе с высоким содержанием клетчатки и малым количеством протеинов[1]. При дефиците предпочитаемых кормов (трава и сочные виды пищи) они могут питаться корнями, травами, кустарниками, древовидными и водяными растениями; зачастую ежедневный рацион лошадей бывает очень разнообразен. В большинстве местностей наблюдается сезонное изменение рациона лошадей. Годовой цикл кормления кобыл и жеребцов отличается незначительно. Например, 24-часовой рацион кормления отъемышей камаргов различается не более чем на 10% в зависимости от возраста, пола и репродуктивного статуса[2].

Язык и губы лошадей очень подвижны и играют важную роль в манипуляциях с кормом во рту. Пища измельчается верхними и нижними резцами, с их помощью лошадь выдергивает растения из земли или отрывает их резкими рывками головой. После попадания в рот пища пережевывается верхними и нижними молярами и премолярами.

Жеребята начинают питаться в среднем через час после рождения. Сосание молока в течение нескольких последующих месяцев постепенно вытесняется

[1] Janis 1976
[2] Duncan 1992b



пастьбой. В следующей главе сосание рассматривается отдельно от остального поведения, сопутствующего поглощению пищи и питья.

## Кормление

Лошади кормятся и исследуют пищу с помощью подвижной верхней губы. Они выбирают излюбленные растения, отделяя их от несъедобных и невкусных. Затем пучок состригается резцами, это движение сопровождается рывком головой. С помощью языка пища поступает в рот для пережевывания (см. рис. 6.1). Перед пережевыванием лошадь может сделать несколько укусов резцами. Сено, зерно и концентраты потребляются с помощью комбинации движений языка и последующего пережевывания.

Перемалывание пищи хорошо приспособленными для этой цели молярами и премолярами происходит с частотой 1–1,7 движений в секунду[3]. Затем размягченная масса проглатывается в виде одного или нескольких пищевых комков и проходит по пищеводу в желудок объемом 7–14 литров. Как правило, во время пастьбы лошадь перемещает голову влево и вправо, медленно передвигаясь вперед, дотягиваясь до наиболее привлекательных растений. Для лошадей типично избирательное кормление, индивидуумы отличаются друг от друга степенью разборчивости[4].

Скорость поедания травы варьируется в зависимости от ситуации. Например, на гималайских лугах лошади делали в среднем 51 укус травы в минуту, за каждый укус они захватывали 99 мг сухого вещества; общий вес съеденного за день корма составил 3,25 кг сухого вещества[5]. Проводилось наблюдение за поведением во время поглощения пищи годовиков, как находящихся в тренинге, так и тех, кто не занимался упражнениями[6]. Годовики питались ежей сборной. Лошади, не несущие нагрузку, делали 14,8 укусов травы в минуту, захватывая каждый раз 861 мг, лошади в тренинге (в первые 20 минут после тренировки) ели со скоростью 12,6 укусов в минуту, потребляя 865 мг за раз. Таким образом, они кусали траву реже, но захватывали больше корма.

В большинстве случаев лошади наклоняют шею, чтобы приблизить рот к пище. Ось тела часто остается параллельной направлению ветра, уши и глаза бдительно следят за окружающим миром. Во время пережевывания пищи голова быстро поднимается вверх, лошадь осматривает окрестности, снова опускает голову и продолжает пастись.

Часто лошади пасутся табуном, двигаясь в одном направлении, располагаясь на расстоянии по меньшей мере один метр друг от друга (см. рис. 9.1).

[3] Okuda и др. 1980
[4] Marinier & Alexander 1991; 1992
[5] Negi и др. 1993
[6] Daren 1989

Даже при конюшенном содержании социальный фактор оказывает влияние на кормление. Например, было выявлено, что пони в денниках проводили больше времени, питаясь, если у них была возможность видеть соседа; но если денники разделены сплошной перегородкой, время кормления сокращается (особенно после полудня)[7]. Больше времени лошади проводят стоя, бдительно наблюдая за окрестностями.

Иногда для добывания корма лошадям приходится копать передней ногой (тебеневать). Зимой они раскапывают глубокий снег. Наблюдали за тем, как лошади копали снег глубиной 40–50 сантиметров в среднем 9,7 раз за сеанс (9,1 за 5 минут)[8]. Когда глубина снега была 10 сантиметров, лошади копали 5,4 раза за сеанс (1,4 за 5 минут). Неглубокий снег они рыли мордой. В засушливом климате со скудной растительностью животные откапывают корни растений передними ногами.

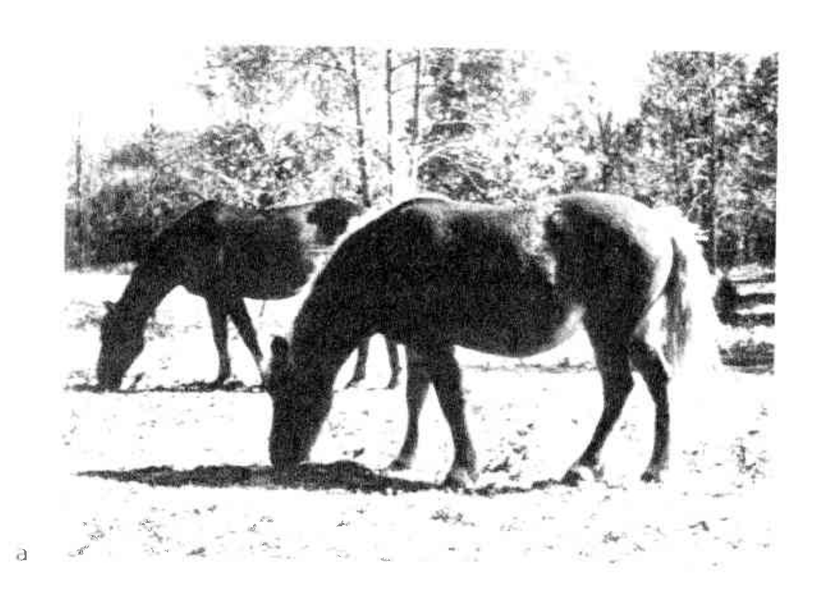
Когда лошади поедают водные растения, им приходится окунать нос в воду. Некоторые конюшенные животные приобретают привычку мочить сено, перед тем как прожевать его[9]. Я наблюдал за кобылой, которая мочила сено со средней частотой 5,1 раза в минуту между сеансами пережевывания. Когда автопоилку выключали, или лошадь получала свежую траву и предварительно смоченное сено, она переставала мочить корм[10].

Распорядок кормления, как и затрачиваемое на него время, зависят от качества и количества корма, плюс таких факторов, как тренинг, лактация, погода, наличие докучливых насекомых[11]. Внешние раздражители, например, непогода или вторжение незнакомца, могут временно отвлечь лошадей от пастьбы. Социальный фактор тоже влияет на распорядок кормления: например, если один из членов табуна принялся пастись, остальные, скорее всего, последуют его примеру (форма социального содействия). В условиях свободного содержания между периодами поглощения пищи следуют интервалы различной продолжительности[12]. Конюшенные лошади ограничены в пище зерном, сеном и концентратами, которыми их снабжает человек, и они не могут питаться столько времени, сколько им положено природой. При постоянном доступе к пище пони поглощали 80 % дневного рациона в среднем за 10 отдельных сеансов[13]. Каждый сеанс длился 44±10 минут, за это время потреблялось в среднем 0,5 кг гранул. При такой диете 38% времени в день было посвящено питанию.

Средний интервал между кормлениями составлял 84 минуты. Половина дневной порции потреблялась между 8 утра и 5 вечера. Было обнаружено, что

7 Sweeting и др. 1985.
8 Salter & Hudson 1979.
9 McDonnell и др. 1999.
10 Waring 1974.
11 Martin-Rosset и др. 1978.
12 Mayes & Duncan 1986.
13 Ralston и др. 1979.




а

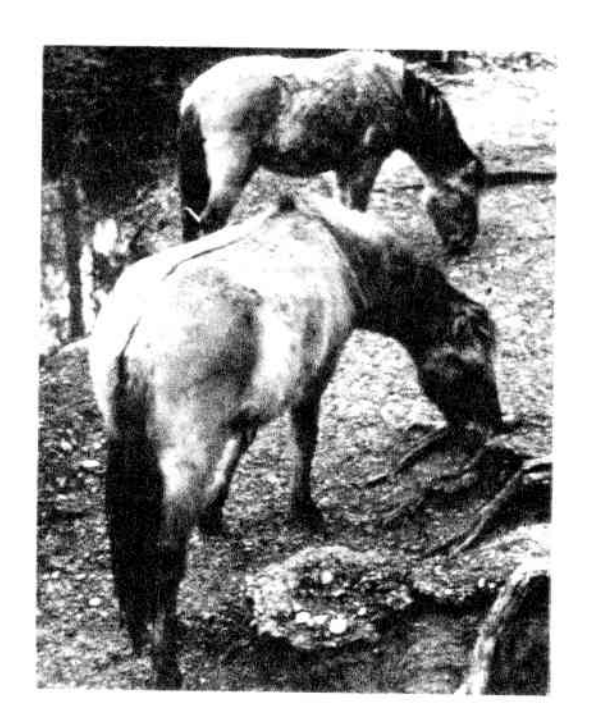

б

**Рис. 9.1.** Типичные виды поведения лошадей при кормлении: (а) пастьба, и (б) поиск пищи на поверхности земли, например, желудей

время, потраченное на кормление, у беременных кобыл существенно снизилось, когда их ограничили в воде[14].

На пастбище лошади обычно пасутся циклично по 3 или более сеанса в день. Во время каждого сеанса возможны короткие перерывы, но промежутки между сеансами гораздо длиннее. С помощью электронного устройства, прикрепленного к недоуздку лошади, исследователи наблюдали[15] за жеребцом весом 760 кг. Сеанс пастьбы у него длился 178 минут. Автоматическое записывающее устройство, прикрепленное к другой лошади, зафиксировало 5–7 основных периодов пастьбы в течение суток. Общее время кормления составило 15 часов 41 минуту (при разбросе от 14 часов 34 минуты до 16 часов 50 минут; 60,7–70,1% от 24-часового промежутка времени). Наблюдая за годовалыми лошадьми на пастбище, исследователь отмечал[16], что продолжительность пастьбы возрастает, когда количество членов группы увеличивается с 1 до 4.

В целом живущие на свободе лошади, которых не беспокоят, пасутся 59–69% (14–16,5 часов) в день[17]. Прием пищи распределен во времени, поэтому пищеварительная система постоянно остается наполненной, в определенные периоды наполнение бывает плотнее, в другие слабее. Было установлено, что живущие на свободе в западной Альберте взрослые лошади пасутся 75% светлого времени суток зимой и весной, тогда как жеребята тратят лишь 41% своего времени на питание[18]. Аналогично, пони в Англии зимой больше времени проводят выпасаясь и блуждая в поисках пищи; однако с мая время пастьбы сокращается, а время отдыха увеличивается. В июне, когда появляются насекомые, пони больше стоят в тени, предпринимая короткие вылазки за кормом с 9 утра до 2 пополудни[19]. Исследователи отметили, что пастьба активизируется рано утром или ближе к вечеру. Между пиковыми периодами кормления замечены один или два длительных промежутка отдыха.

В ходе наблюдения за лошадьми на пастбище было обнаружено, что общее количество времени, уделяемое пастьбе, возрастает зимой и уменьшается летом[20]. В среднем жеребцы паслись 70,5% светлого времени суток, когда корм был низкого качества или его было мало. Если у них был доступ к корму хорошего качества, общее время дневной пастьбы составляло 57,9%. Кобылы же, получающие скудный фураж, паслись 68,3% светлого времени суток (без жеребят) и 78,1% (лактирующие); на обильном пастбище эти показатели составляли 58,4% и 65,8% соответственно.

[14] Houpt и др. 2000.
[15] Francis Smith и др. 1982.
[16] Kusunose 1986.
[17] Duncan 1992b.
[18] Salter 1978.
[19] Tyler 1969.
[20] Berger 1986.



В Той Сэйп (Япония) проводили наблюдение за лошадьми мисаки, живущими на свободе[21]. Было отмечено, что пастьба наиболее активно происходит на обильных пастбищах во время сезона роста травы. Однако зимой, когда выпас скудный, лошади довольствуются лесами и пастбищами, засоренными сорняками. Зимой пастьба занимала 71% времени в сутки, тогда как летом 76,1%. Ночной выпас часто наблюдался в летнее время, зимой лошади редко питались ночью.

Ночная пастьба типична для лошадей. Например, в Национальном ландшафтном морском заповеднике «Остров Ассатиг», расположенном вдоль побережья штатов Мериленд и Вирджиния, пони, живущие на свободе, в летний период пасутся 54,6% ночного времени[22]. Несмотря на то что лошади периодически пасутся всю ночь, наибольшая активность отмечалась ранним вечером и на рассвете. На барьерном острове в Северной Каролине наблюдения показали, что у лошадей были продолжительные периоды пастьбы ночью, лишь немного меньше, чем днем. Общее время, посвященное дикими лошадьми пастьбе, составило 75% в сутки[23].

В Польше были сделаны наблюдения за лошадьми, живущими в лесной резервации[24]. Взрослые лошади паслись 70% в сутки. Небольшие изменения в распорядке кормления отмечались летом, осенью и зимой. В зимний период лошадям дополнительно давали сено.

В Камарге на юге Франции у кобыл была обнаружена небольшая тенденция пастись больше времени (58,5–63,1%) по сравнению с взрослыми жеребцами (50,8–59,7%)[25]. Зимой выпас был скудный. В вегетационный сезон лошади активно питались порослью на болотах.

Жеребята в первые недели жизни пасутся мало, в основном на холмах или склонах. Чтобы достать ртом до травы, им приходится либо расставлять ноги, либо сгибать передние конечности в запястьях. С возрастом они начинают не только пастись активнее, но все чаще делают это во второй половине дня[26] (см. рис. 9.2). Был обнаружен еще один период активного выпаса – рано утром[27]. Большинство жеребят пасутся одновременно с матерями. Были случаи, когда жеребята поедали чернозем. В Красной пустыне Вайоминга был замечен 2-дневный осиротевший жеребенок, который, чтобы выжить, без особой разборчивости обкусывал кончики травинок и кустов[28].

[21] Kaseda 1983.
[22] Keiper & Keenan 1980.
[23] Rubenstein 1981.
[24] Kownacki и др. 1978.
[25] Duncan 1980.
[26] Tyler 1969.
[27] Crowell-Davis и др. 1985b.
[28] Boyd 1980.

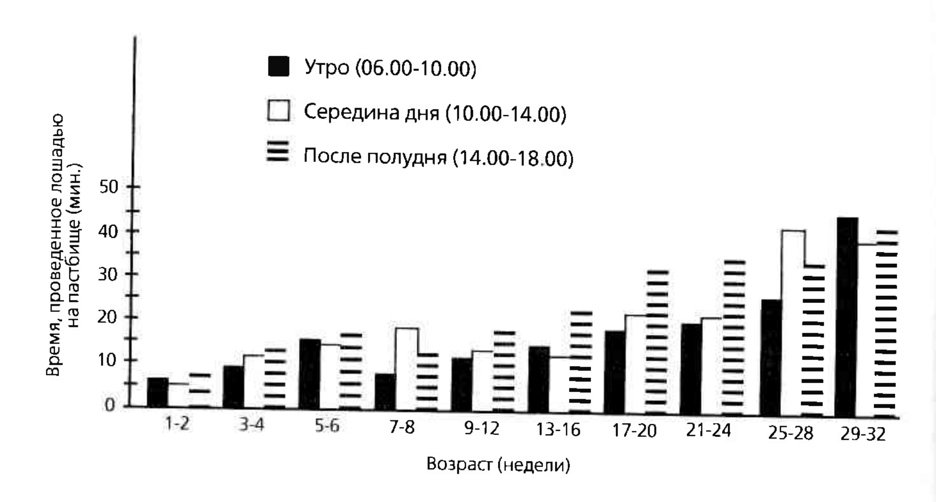



**Рис. 9.2.** Время выпаса у жеребят в светлое время суток. (Tyler 1969)

## Пищевая селективность и вкусовые предпочтения

Лошади поедают разные растения неодинаково охотно. Они предпочитают одни и избегают других. Селективность не зависит от пола или возрастной группы[29]. Часто предпочтение отдается короткой свежей поросли. На пастбище всегда можно найти сильно объеденные участки и места, которые лошади используют для испражнения[30]. На объеденных участках трава короткая, а в «отхожих» местах – длинная, т.к. ее не объедают.

Физическое присутствие фекалий отпугивает лошадей от поедания растений[31]. Был проведен тест, в ходе которого установили, что лошади прекращают поедать траву в местах скопления навоза, и начинают в этом месте испражняться[32].

Лошади едят разнообразную пищу, вкусовые предпочтения у них сугубо индивидуальны, поэтому невозможно установить абсолютные предпочтения определенного вида. Результаты исследований варьируются в зависимости от ситуации. Был проведен следующий тест: лошадям предложили пастись на чистых участках с разнообразным кормом (29 видов различных трав, овощей и зелени, плюс два участка, засеянные различными смесями трав)[33]. Многие

[29] Lenarz 1985
[30] Taylor 1954, Ödberg & Francis-Smith 1976
[31] Ödberg & Francis-Smith 1977.
[32] Archer 1978a
[33] Archer 1971; 1973



месяцы лошади отдавали предпочтение пустынному белому клеверу. Они охотно поедали многолетний райграс, тимофеевку, ежу сборную, хохлатый гребенник, дикий белый клевер, одуванчик, подорожник ланцетолистный, цикорий, тысячелистник, кровохлебку и люцерну. Не пользовались большой популярностью клевер красный, лисохвост луговой и дикое просо. В исследовании привлекательность двенадцати трав оценивалась путем измерения высоты растений до и после пастьбы лошадей. Этот метод показал, что больше всего лошади съели овсяницы красной и овсяницы высокой. Многолетнего райграса и лугового лисохвоста было съедено меньше[34].

Был проведен тест, в ходе которого кобылам пони предложили овес, кукурузу, ячмень, рожь и пшеницу[35]. Лошади предпочли овес, затем дробленую кукурузу, на третьем месте стоял ячмень. В следующем эксперименте с двойным выбором четверо из шести меринов пони выбрали овес с сахарозой (двухпроцентной и десятипроцентной концентрации) в противовес простому овсу. В третьем эксперименте группе предложили выбирать между различными вариантами и базовым смешанным рационом (54% кукурузы, 20% цельного овса, 10% пшеницы, 8% травяной муки из люцерны, 7% мелассы и 1% известняка). Начиная со второго дня эксперимента, лошади стали отдавать предпочтение по сравнению с базовой смесью – смеси, содержащей 20% сухого зерна. Но базовой смеси отдавалось предпочтение перед вариантом, содержащим 20% кровяной муки, 20% пульпы свеклы и 20% мясокостной муки. Кобылы не делали различия между рационом, содержащим 20% травяной муки из люцерны, и базовой смесью. Аналогично они не делали различий между рационом, содержащим мясокостную муку, когда их процент составлял 5 и 10%.

Когда у лошадей есть выбор, они зачастую отдают предпочтение известным видам кормов. Например, в одном исследовании было выявлено, что лошади едят на 17% больше люцерны в пластинах и на 24% в гранулах, чем в виде сена[36]. Лошади часто отказываются от концентрированной пульпы цитрусовых, но едят ее в виде гранул (в составе комбикорма до 15%)[37]. На предпочтения лошадей влияют вкус, текстура и запах корма; факторами, влияющими на желудочно-кишечный обмен веществ, являются количество, частота кормления и окружающая обстановка[38]. В целом связи между энергией, содержащейся в корме, и вкусовыми предпочтениями лошадей не наблюдается; несмотря на это, будучи голодной и подвергаясь внешней стимуляции, лошадь будет регулировать вес тела, если ей дадут возможность адаптироваться к единственно доступному виду корма в течение нескольких дней[39].

[34] Archer 1978b
[35] Hawkes и др. 1985
[36] Haenlein и др. 1966
[37] Ott и др. 1979
[38] Ralston 1984
[39] Ralston 1986

В 1978 году было проведено исследование реакции лошадей на сладкие, кислые, острые и горькие растворы[40]. Пяти отъемышам были предложены на выбор 2 раствора. Раствор сахара понравился больше всего, когда его концентрация составляла от 1,25 до 10 г на 100 мл. Более высокая или низкая концентрация была жеребятам безразлична. Будучи равнодушными к слабому раствору поваренной соли, жеребята отвергали его, если концентрация превосходила 0,63 г на 100 мл. Кислый раствор (уксусная кислота) отвергался в концентрации 0,16 мл на 100 мл и выше. Горький раствор хинина был отвергнут при концентрации 10 мг на 100 мл.

Рацион лошадей сильно варьируется в зависимости от места обитания, условий содержания и т.д. Лошади пасутся избирательно[41]. В целом они хорошо приспосабливаются к новым видам корма. Поэтому, когда их ограничивают, они адаптируются к рациону, состоящему из гранул комбикорма[42]. В болотистых местах лошади едят как полупогруженные, так и водяные растения[43]. В лесистых местностях в рацион лошадей входят кора, почки, листва и фрукты. Во время листопада наблюдали лошадей, пасущихся под дубами и подбирающих желуди[44]. При определенных обстоятельствах лошади могут выкапывать корешки. При этом лошади, как и их предки, остаются травоядными животными, потребляющими богатый клетчаткой грубый корм.

Рацион может изменяться в зависимости от сезонного наличия растений. Например, было замечено, что лошади охотно поедали двукисточник тростниковый (*Phalaris arundinacea*) в начале сезона его роста, но популярность этого растения к июлю-августу снижалась, поскольку в нем накапливались алкалоиды[45]. Отмечались сезонные изменения в рационе пони в Нью Форесте[46]. Изучение камаргов в дельте Роны показало, что их рацион изменялся не только от месяца к месяцу, но и от года к году[47].

Исследование диеты лошадей, содержащихся на свободном выпасе, производится с помощью микроскопического анализа, позволяющего исследовать остатки растений и растительные компоненты фекальных масс. Эти данные используются для оценки процента сухого вещества различных видов растений, входящих в рацион лошадей. Например, изучение лошадей в западном Колорадо показало, что в горных местностях, поросших кустарником, в их рационе преобладает доля осоки (46%), которая произрастает там в изобилии, кроме того, лошади едят траву и кусты (ирга круглолистная ютская)[48]. В

[40] Randall и др. 1978.
[41] Marinier 1980.
[42] Stowe 1969.
[43] Ebhardt 1957, Göbel & Zeeb 1963, Tyler 1969, Duncan 1980.
[44] Tyler 1969.
[45] Jordan & Marten 1975.
[46] Putman и др. 1987.
[47] Duncan 1992b.
[48] Habbard & Hansen 1976.



местах произрастания низкорослого можжевельника в диете лошадей преобладали некоторые виды трав (см. табл. 9.1). Единичные древесные растения тоже используются в пищу (терескен шерстистый), составляя до 7% рациона в обеих исследуемых областях. Было выявлено, что лошади выкапывают корни этого растения[49].

В другом исследовании пастбищных лошадей, живущих в пустынных землях на юге Нью-Мексико, было обнаружено, что в их рационе преобладают русский терновник, трава и мескит[50]. Рацион сильно варьировался в зависимости от сезона; в сентябре стручки и листья мескита составляли в нем 53%, а в марте лишь 2%. В Красной пустыне в Вайоминге лошади питались в основном травой[51]. Животные, живущие севернее у подножий холмов Альберты, ели разнообразные растения, но основу их рациона составляли трава и осока[52]. В прибрежных районах основу рациона составляли береговые растения[53].

Некоторые лошади поедают фекалии соплеменников (копрофагия), грязь или жуют дерево. Копрофагия – обычное явление у жеребят до месячного возраста, позднее эта привычка угасает[54]. Обычно съедается одно или два яблока навоза после активного раскапывания. Как правило, жеребята едят навоз своей матери. Таким способом жеребенок получает необходимые для пищеварения бактерии. Одновременно с этим проглатываются и паразиты. У взрослых лошадей такое поведение встречается редко. Жеребцы склонны исследовать чужой навоз и добавлять поверх кучи свой собственный. Было сделано предположение, что взрослые лошади начинают поедать чужие фекалии при недостатке пищи[55]. Например, был случай, когда кобылы вместе со своими жеребятами с августа до весны поедали прошлогодний навоз жеребцов.

Такое нечастое явление, как поедание почвы, отмечалось у лошадей при различных обстоятельствах. В Канаде наблюдали за конюшенной лошадью, поедавшей землю на свежевспаханном поле. Одинокий жеребец, живущий на пастбище в Прейер Маунтин, в мае ел темно-серую грязь из высохшей лужи[56]. В Альберте наблюдали свободно пасущихся лошадей, которые понемногу в течение года поедали небольшое количество почвы под солеными лизунцами, установленными для телят, вместе с этим они лизали и сами лизунцы[57]. Поедание почвы объясняется, скорее всего, необходимостью удовлетворить потребность в натрии[58].

[49] Feist & Mc Cullough 1976.
[50] Hansen 1976.
[51] Olsen & Hansen 1977.
[52] Salter & Hudson 1979.
[53] Zervanos & Keiper 1980.
[54] Tyler 1969, Blakeslee 1974.
[55] Feist & McCullough 1976.
[56] Feist 1971.
[57] Salter & Hudson 1979.
[58] Salter & Pluth 1980.

**Таблица 9.1. Различия в рационе пастбищных лошадей Северной Америки.** (Hansen 1976; Hubbard and Hansen 1976; Olsen and Hansen 1977; Salter and Hudson 1979; Ford and Keiper 1979; Zervanos and Keiper 1980)

| Вид растения | Barrier Island (Мериленд, Вайоминг) | Desert Grassland (Нью Мексико) | Desert Shrub (Вайоминг) | Pinion-Juniper (Колорадо) | Mountain Shrub (Колорадо) | Boreal Forest (Альберта) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Осока (*Carex*) | | | * | * | ** | ** |
| Осока американская (*Scirpus americanus*) | * | | | | | |
| Пушица (*Eriophorum viridi-carnatun*) | | | | | | * |
| Проволочный тростник (*Juncus balticus*) | | | | | | * |
| Ковыль (*Stipa spp.*) | | | ** | ** | * | * |
| Пырей (*Agropyron spp.*) | | * | ** | ** | ** | |
| Мятлик (*Koeleria cristata*) | | ** | * | ** | | * |
| Костер (*Bromus spp.*) | | | * | ** | * | |
| Луговик дернистый (*Deschampsia caespitosa*) | | | | | | * |
| Колосняк (*Elymus innovatus*) | | | | | | ** |
| Овсовидка (схазахна) пурпуророзовая (*Schizachne purpurascens*) | | | | | | * |
| Оризопсис гимениевый (*Oryzopsis hymenoides*) | | | ** | * | * | |
| Мятлик (*Poa spp.*) | | | * | ** | * | * |
| Овсяница (*Festuca spp.*) | | | | | * | ** |
| Споробол (*Sporobolus spp.*) | | ** | | | | |
| Лептохлоя (*Leptochloa dubia*) | | * | | | | |
| Грамова трава (*Bouteloua spp.*) | | * | | | | |
| Мюленбергия (*Muhlenbergia spp.*) | | * | | | | |
| Щетинник (*Setaria macrostachya*) | | * | | | | |
| Полевица шероховатая (*Agrostis scabra*) | | | | | | * |
| Дантония промежуточная (*Danthonia intermedia* ) | | | | | | * |
| Спартина (*Spartina alterniflora*) | ** | | | | | |
| *Spatina Patens* | ** | | | | | |
| *Ammophila brevilgulata* | ** | | | | | |
| Хризотамнус (*Chrysothamnus spp*) | | * | | | | |
| Терескен шерстистый обыкновенный (*Eurotia lanata*) | | | * | * | * | |
| Ирга ютская (*Amelanchier utahensis*) | | | | | * | |
| Солянка (Salsola kali) | | ** | | | | |
| Мескитовое дерево (*Prosopis juliflora*) | | ** | | | | |
| Лебеда (*Atriplex spp.*) | | ** | * | | | |
| Снежноягодник (*Symphoricarpos spp.*) | | | * | | | |
| Сферальцея (*Sphaeralcea spp.*) | | | * | | | |
| Сосна скрученная широкохвойная (*Pinus contorta*) | | | | | | * |
| Хвощ (*Equisetum*) | | | | | | * |
| Мох | | | | | | * |

*продолжение на следующей странице*

* – сезонный или годовой рацион 1–9%. ** – сезонный или годовой рацион более 10%.

Обгладывание дерева (забора или денника) наблюдается у лошадей, содержащихся взаперти. Разрушения более очевидны на мягких породах дерева. Обычно лошади обгладывают горизонтальные жерди и углы левад. При этом некоторая часть древесины проглатывается, но большая часть щепок падает на землю.

Жадность, так же как и несбалансированность рациона, могут привести к появлению анормального поведения при кормлении. Было замечено, что лошади, получающие только концентраты, больше времени жуют дерево, едят навоз и лижут соль, чем те, которые питаются только сеном[59]. Одно исследование показало, что пони, получающие только гранулы, проявляют нервозность и жуют дерево, хотя корм остается доступным[60]. Корм в пластинах не вызывал такой реакции. В другом исследовании молодые лошади, рацион которых состоял из комбикорма, не только грызли дерево, но и жевали гривы и хвосты своих соседей[61]. В дальнейших исследованиях[62] внимание уделялось рациону и pH реакции в слепой кишке лошадей, при условии, что им предоставлялся неограниченный доступ к воде и соли. Лошади на смешанной диете, состоящей из травы и овощей, проводили гораздо больше времени за едой и меньше занимались обгладыванием дерева, копрофагией и поисками пищи. Лошади, питающиеся концентратами с искусственно увеличенной pH слепой кишки (путем добавления соды), больше стояли и меньше времени уделяли копрофагии по сравнению с лошадьми, получающими только концентраты. Таким образом, тип рациона и некоторые факторы, такие как повышенная кислотность в слепой кишке, оказывают влияние на развитие ненормального поведения при питании.

## Питье

Несмотря на то, что лошади пьют реже, чем едят, вода для них имеет очень большую важность. Они пьют, сблизив губы и всасывая закрытым ртом воду (см. рис. 9.3). За один раз они делают несколько глотков. Затем следует пауза, во время которой животные оглядываются вокруг, а потом могут продолжать пить. За один раз лошадь может выпить до 4 литров воды (и больше, если она испытывает сильную жажду). Исследованиями было установлено, что объем выпиваемой в день воды у разных лошадей различается, и может составлять от 2,4 до 8,4 л[63]. Мерины пони, которым не давали пить в течение 19 часов, сначала выпивали в среднем за полчаса 10,2 литра воды[64]. В другом исследовании наблюдали за конюшенными меринами в период с конца марта по начало мая[65]. В среднем лошади делали по 15 глотков за одно поение. За каждый глоток они выпивали 70 миллилитров. Средний интервал между глотками составлял 2,1 секунды. Пони пили воду в среднем 3 раза в час, выпивая в сумме 1,6 литра воды при условии неограниченного доступа к воде.

[59] Willard и др. 1973
[60] Haenlein и др. 1966
[61] Willard и др. 1977
[62] Willard и др. 1977
[63] Schiebe и др. 1998
[64] Sufit и др. 1985





**Рис. 9.3**. Лошади пьют, погружая губы в воду. (Фото © R.R. Keiper)

Лошади могут пить воду из разных источников, которые должны быть достаточно глубокими, чтобы лошадь могла погрузить в воду губы. Пасущиеся на свободе животные пьют из луж и небольших водоемов. Иногда они сами выкапывают кратеры в песке, которые затем наполняются водой[66]. В зимнее время, когда есть снег, а также если в их рацион входят сочные корма, лошади пьют меньше.

Частота, с которой лошади пьют, обусловлена наличием воды и физиологическими потребностями. Обычно регуляция потребления воды связана с контролем над объемом воды в организме и осмотическим давлением[67]. По-

[65] Sweeting & Houpt 1987
[66] Welsh 1973
[67] Sufit и др. 1985, Ralston 1986

сле энергичных тренировок лошади пьют больше[68]. Лошади пьют как днем, так и ночью без четкого распорядка. Наблюдения за пастбищными лошадьми, сделанные в 1986 году, показали, что они ходили на водопой рано утром и в конце дня[69]. Когда источник воды находится поблизости, животные пьют несколько раз в день небольшими порциями. В одном из наблюдений отмечалось, что летом лошади пили 5–7 раз в день, зимой 2–3 раза[70]. Если источник воды удален, лошади посещают его не так часто. Случается, что пастбищные лошади, у которых место водопоя расположено на большом расстоянии, пьют один раз в день[71]. Если стоит очень жаркая погода, табун может остаться у воды и пить чаще. Случается, что лошади Пржевальского пьют только раз в 2 или 3 дня[72].

На количество потребляемой воды может влиять ее температура. Было замечено, что в холодную погоду лошади больше пьют, если вода подогрета[73]. На основании двух исследований, 14 тестируемых пони в возрасте от 2 до 21 года пили на 40% больше теплой воды по сравнению с холодной. Никаких отличий в поведении при употреблении воды не наблюдалось.

Если одна лошадь направилась к источнику воды, остальные начинают следовать за ней, по одной, и тоже начинают пить. Если проход к источнику воды ограничен, то первой к нему подойдет доминантная лошадь. Напившись, лошади ждут остальных членов своей родовой группы, чтобы вместе уйти с водопоя. Обычно лошади покидают источник воды через 2–10 минут, редко оставаясь там дольше получаса[74]. Заметив, что у водопоя находится другая группа лошадей, они ждут, пока место не освободится. Наблюдали за тем, как группа лошадей после неспешного утоления жажды иногда проводила ночь у воды[75]. В Национальном ландшафтном морском заповеднике «Остров Ассатиг» в летний период пони, живущие на свободе, демонстрируют тенденцию ходить на водопой перед заходом или сразу после захода солнца; ночное потребление воды происходит особенно интенсивно в первый час после наступления темноты, хотя пони пили и в другое время суток[76].

До отъема жеребята пьют мало. В 19 наблюдаемых случаях жеребята младше 22-недельного возраста пили в течение от 0,06 до 0,99 минуты (в среднем 0,34 минуты), тогда как их матери потребляли воду от 0,04 до 1,14 минут (в

---

[68] Caanitz и др. 1991.
[69] Ganskopp & Vavra 1986.
[70] Krysl и др. 1983.
[71] Feist 1971.
[72] Bannikov 1961.
[73] McDonnell 1994.
[74] Feist & McCullough 1976.
[75] Pellegrini 1971.
[76] Keiper & Keenan 1980.



среднем 0,39 минуты)[77]. Если повышалась температура окружающей среды, кобылы пили чаще, но время каждого сеанса питья не увеличивалось. Обычно подобное наблюдали после полудня.

## Вскармливание

У новорожденного жеребенка сосательный рефлекс проявляется вскоре после рождения. Если тактильно воздействовать на рот и морду, жеребенок просунет язык сквозь губы, вытянет шею, поднимет голову и станет делать сосательные движения. В течение первого часа после рождения сосательный рефлекс развивается и его можно вызвать, прикоснувшись к дорсальной поверхности морды жеребенка. Когда жеребят, лежавших на груди, в первый час гладили люди, новорожденные демонстрировали сосательный рефлекс в воздухе без тактильной стимуляции.

Перед тем как начать сосать, жеребенку, помимо развития сосательного рефлекса, нужно встать и найти вымя. Кроме того, необходима успешное взаимодействие с кобылой. Некоторые кобылы встают к жеребенку боком, облегчая доступ к вымени, и слегка подталкивая его в нужном направлении. Случается, что мать не оказывает помощи новорожденному. В таком случае поиски вымени могут затянуться и даже обратиться на неодушевленные объекты. Жеребенок ищет вымя на уровне своей головы. Первичным стимулом поиска является тактильная стимуляция, а не визуальные или химические сигналы; несмотря на это, жеребята визуально ищут крупный объект и, в конце концов, находят вымя как с помощью химических сигналов, так и на ощупь.

По мере того как новорожденные тыкаются в чувствительное вымя, некоторые кобылы отстраняются от них, визжат и даже отталкивают их коленной чашечкой в шею или плечо, заставляя отступить. После начала удачного кормления дискомфорт у кобылы постепенно проходит.

Жеребенок несколько раз вытягивает голову в направлении вымени, когда находит один или оба соска, начинает сосать. Изучив 245 жеребят чистокровной породы, исследователь пришел к выводу, что первый сеанс кормления молоком матери происходит в среднем через 111 минут после рождения[78]. Временной промежуток в эксперименте составлял от 35 до 420 минут. После начала кормления движения жеребят становятся более координированными, они легко находят вымя матери. Конюшенные жеребята сосут молоко с интервалом от 10 до 90 минут. Продолжительность сеансов в течение первых недель немного выше, затем она остается неизменной на

[77] Crowell-Davis и др. 1985b
[78] Rossdale 1967a

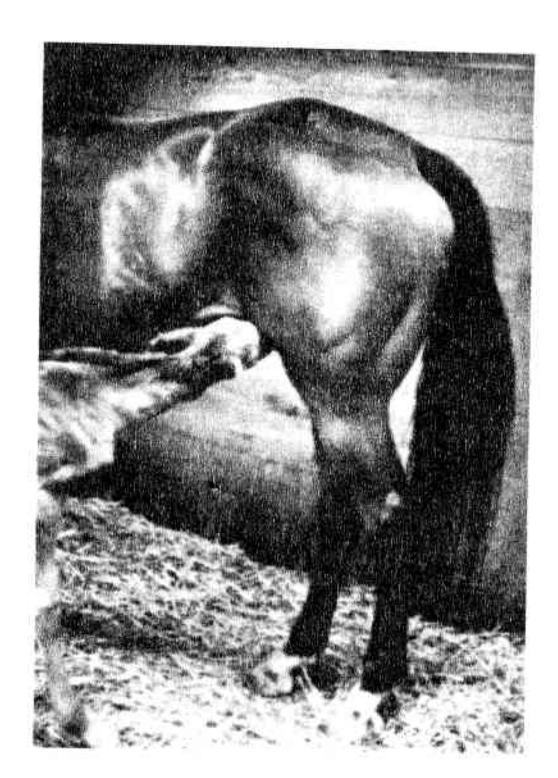


**Рис. 9.4**. Типичная поза жеребенка при сосании

протяжении с 3 до 33 месяцев (см. рис. 4.4). Средняя продолжительность кормления – 70 секунд[79].

Обычно жеребенок сосет молоко, просунув голову между бедер матери, его тело расположено параллельно и зада находятся у плеча кобылы (см. рис. 9.4). Из такого положения жеребенок может достать оба соска. Иногда кобыла помогает жеребенку, делая шаг вперед, но оставляя на месте заднюю ногу, открывая бок. Часто кобыла поворачивает голову и обнюхивает или облизывает жеребенка. Иногда тело жеребенка оказывается в более перпендикулярном положении относительно тела матери; реже жеребенок сосет вымя, стоя позади матери и просунув голову между ее задов.

Если у кобылы два жеребенка, и они сосут одновременно, один занимает обычную позицию сбоку, а второй встает позади кобылы. Изредка жеребенок сосет молоко стоя, когда кобыла находится в положении лежа на боку.

Отъем предыдущего жеребенка происходит за неделю до рождения нового отпрыска или сразу после его рождения. Однако случается, что старшие брат

[79] Kusunose & Sawazaki 1984a.



или сестра продолжают наряду с новорожденным сосать молоко. Например, было сделано наблюдение за годовиком, который кормился молоком еще целую неделю после рождения младшего брата; в другом случае 8-летняя кобыла кормилась несколько недель после рождения своего брата[80]. Если кобыла не жеребится на следующий год, кормление жеребенка может продолжаться. В большинстве случаев отъем происходит приблизительно в возрасте 1 года. Однако есть данные о том, что даже 3-летние лошади (две кобылы и жеребчик) продолжали сосать молоко[81].

Кобылы редко подпускают к вымени чужих жеребят. В Центре изучения лошадей при Иллинойсском университете был случай, когда доминантная кобыла предлагала 2-дневному жеребенку подчиненной лошади пососать у нее молоко, подставляя ему бок, тогда как ее собственный жеребенок накануне поранил рот и не мог кормиться. Этот случай наблюдался сразу после того, как обеих кобыл с жеребятами выпустили из денников в леваду. Подчиненная лошадь нервничала, но не мешала своему жеребенку сосать альфа-кобылу.

Иногда жеребята подходят к другим лактирующим кобылам, но в большинстве случаев те прогоняют их прочь. Иногда жеребенку все-таки удается сделать несколько глотков. Наблюдали за тем, как чужому жеребенку удалось приблизиться к кобыле в то время, как ее жеребенок сосал молоко, и кормиться в течение минуты[82]. Потом кобыла повернула голову и укусила непрошеного гостя. Если собственный жеребенок кобылы умер или его у нее отняли, она может принять чужого, чтобы восполнить утрату, и станет регулярно ухаживать за ним и кормить его. Для успешного установления связи между кобылой и приемышем, чужого жеребенка иногда покрывают шкурой ее умершего детеныша.

Когда движения жеребенка становятся более координированными, он дает кобыле понять, что хочет пососать молоко, живо приближаясь к ней, тряся головой, закладывая уши и иногда гогоча[83]. Когда кобыла не стоит на месте, жеребенок часто встает перед ней и толкает ее в шею, заставляя принять позу для кормления. Если кобыла продолжает двигаться, детеныш снова встает на ее пути, предлагая остановиться и посодействовать в кормлении. Жеребята кружатся подобным образом и совершают шаловливые движения вокруг лежащей кобылы, когда нуждаются в ее заботе.

Как правило, жеребята кормятся, стоя как с одного, так и с другого бока матери. Однако иногда в силу обстоятельств один бок оказывается предпочтительнее. Было обнаружено, что в деннике такое предпочтение возникает чаще.

[80] Tyler 1969.
[81] Tyler 1969.
[82] Tyler 1969.
[83] Tyler 1969.

Например, наблюдали, что жеребенок в 86% случаев сосал молоко в деннике, стоя с правого бока, но не выказывал никаких предпочтений, когда кормился на свободе[84]. Было замечено, что на свободе жеребята демонстрировали предпочтение в соотношении 2:1.

В первый день жизни жеребенок сосет молоко сеансами разной продолжительности; постепенно их длительность становится постоянной, а частота начинает снижаться (см. рис. 4.4). Во время кормления жеребенок делает паузу, во время которой может поменять сосок[85]. Кроме того, он может подталкивать вымя носом. Сосание продолжается от нескольких секунд до нескольких минут. Большинство наблюдателей сообщают о том, что среднюю продолжительность кормления составляет 45–90 секунд. Мои наблюдения показали, что продолжительность кормления в деннике больше, чем на пастбище. Например, один жеребенок в конюшне сосал в среднем 83 секунды, тогда как на пастбище 52 секунды; у другого жеребенка эти показатели равнялись соответственно 88 и 50 секунд[86].

Частота и время, затрачиваемое на кормление, с возрастом уменьшаются. Было установлено, что летом в светлое время суток жеребята, живущие на пастбище, сосали молоко два раза в час, тогда как годовики делали это в 2 раза реже[87]. Наблюдения за новорожденными жеребятами пони в Нью Форест показали, что они кормились в среднем 4 раза в час[88]. В возрасте 6 недель частота кормлений составляла 2 раза в час, в 5-месячном 1 раз в час и в 8-месячном 1 раз в 2 часа. Интервал между кормлениями увеличивается с возрастом при содержании на пастбище между 8 утра и 4 часами дня[89]. Однако наблюдения за теми же лошадьми в темное время суток (16:00 – 08:30) при денниковом содержании показали, что интервал между сосаниями увеличивается до 16-недельного возраста, а затем остается неизменным.

Кормление молоком у жеребят можно часто наблюдать после периода отдыха, после временного разделения матери и детеныша, после перемещения пары, например, возвращения из левады в денник, а также после того, как малыша потревожили, и он ищет утешения и защиты у матери. Сосание молока может происходить в любое время суток, наибольшие пики были отмечены утром и ранним вечером[90].

Окончание кормления может быть инициировано движением кобылы, зачастую жеребята сами перестают сосать. Наблюдения за лошадьми на пастбище показали, что в 75% случаев кормление прекращали жеребята[91], подобное отмечалось и у 2-месячных жеребят[92]. В течение нескольких первых недель в 30–45% случаев кормление заканчивает кобыла, просто отходя от жеребенка. Когда жеребятам исполняется месяц, 70–80% попыток пососать молоко блокируется, поскольку кобылы продолжают пастись. Постепенно эта проблема уходит. Когда жеребятам исполняется 4 и 5 месяцев, кобылы часто отгоняют их укусами. Иногда они отбрыкиваются от своего потомства.

Жеребята делают сосательные движения не только для того, чтобы покормиться. Они могут тыкаться в вымя матери, если им нужна забота или они испытывают дискомфорт. Иногда жеребята предпринимают попытки пососать не только своих матерей. Были сделаны наблюдения за жеребятами, которые пытались сосать своих старших сестер, а также отмечен жеребенок, который 2 минуты сосал 5-месячную кобылку[93]. Другой жеребенок пытался сосать препуций мерина. Также было замечено сосание уха[94].

[84] Kownacki и др. 1978.
[85] Francis-Smith 1978.
[86] Waring 1978.
[87] Feist 1971.
[88] Tyler 1969.
[89] Kusunose & Sawazaki 1984a.
[90] Schoen и др. 1976.

[91] Feist 1971.
[92] Tyler 1969.
[93] Tyler 1969.
[94] Houpt & Smith 1993.

# 10 Поведение во время испражнения



Это дефекация и мочеиспускание. Регургитации (обратной перистальтики) у лошадей практически не бывает; в редких случаях может наблюдаться срыгивание не полностью проглоченной пищи или воды, вызванное, например, закупоркой пищевода. В таких случаях изменение поведения лошадей минимально. Однако поведение во время испражнения очень специфично и связано с социальным поведением. Таким образом, испражнения часто представляют собой больше, чем просто физиологический процесс; эти действия нередко влияют на поведение окружающих особей и по ним можно многое сказать о социальном и репродуктивном статусе животного. Когда одна лошадь испражняется, другие члены группы, особенно взрослые особи мужского пола, могут тоже начать испражняться.

Количество испражнений в день зависит от количества потребленной пищи и воды, а также таких факторов, как температура окружающей среды. Среднее количество фекалий, выделяемых лошадью в день, составляет 14–23 кг, количество мочи колеблется от 3–18 мл на килограмм массы тела[1]. Например, взрослая чистокровная лошадь весом 440 кг выделяет в среднем 183 мл мочи в час. Из общего количества потребленной за день воды (питье и корма) лишь 22% выводится с водой. Остальная часть жидкости выводится через дыхание, с навозом и потом[2].

## Мочеиспускание

Для совершения мочеиспускания лошадь прекращает движение и принимает характерную позу: шея немного опущена, хвост приподнят, задние ноги разведены и отставлены назад (см. рис. 10.1). Даже новорожденные жеребята способны принять такую позу. Лошади оставляют задние конечности на месте и переступают передними ногами вперед. Если дует сильный ветер, лошади часто становятся против ветра. Кобылы расставляют ноги сильнее.

[1] Siegmund 1973.
[2] Spector 1956.



Жеребцы и мерины больше отставляют назад задние конечности. Во время мочеиспускания лошади обоих полов слегка приседают. Когда жеребец метит своей мочой чужие экскременты, он часто поднимает хвост намного выше, чем при обычном мочеиспускании. Как правило, пенис в процессе слегка распускается.

Мочеиспускание длится приблизительно 10 секунд. По окончании пенис еще некоторое время остается снаружи. У кобыл мочеиспускание состоит из серии коротких сокращений вульвы, называемых «мигание», в ходе которых выворачивается клитор. Мерины, жеребцы и кобылы вне эструса быстро возвращаются к нормальному состоянию, иногда помахав хвостом или встряхнувшись. Кобылы в эструсе дольше удерживают специфическую позу, оставаясь с приподнятым хвостом и «мигая».

Кобылы в охоте мочатся чаще, выделяя немного мочи (< 0,5 литра) за одно мочеиспускание. Жеребцы, помечая территорию, тоже могут делать это несколько раз и необильно. При этом они раз или два выделяют мочу мощной струей.

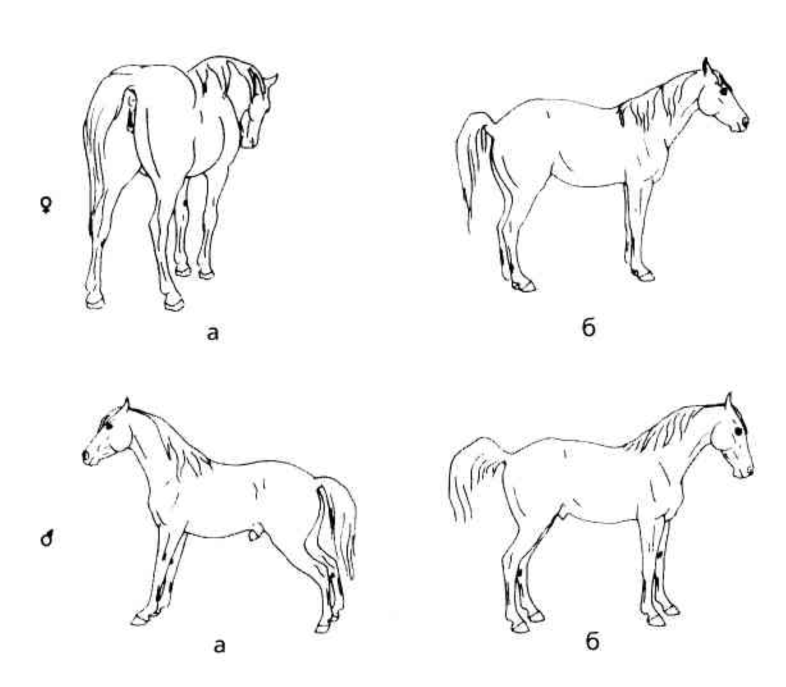



**Рис. 10.1.** Поза во время мочеиспускания (а) и дефекации (б): вверху – кобылы; внизу – жеребцы

Иногда новорожденные жеребята в первый раз мочатся на 3 час после рождения. В течение первых нескольких недель жизни мочеиспускание у них

происходит достаточно часто. Исследования показали[3], что у новорожденных жеребчиков первое мочеиспускание происходит в среднем через 5,97 часа (разброс показателей составил от 2,75 до 8 часов). У новорожденных кобылок эти показатели равняются соответственно 10,77 часа (от 7,25 до 15). В одном исследовании[4] было установлено, что в светлое время суток жеребята в течение двух первых недель жизни мочились ежечасно, затем интервал между мочеиспусканиями постепенно увеличился и к году стабилизировался на уровне взрослой лошади. Взрослые кобылы мочатся в среднем раз в 3,8 часа летом и раз в 4,5 часа зимой. Исследования другой популяции лошадей, живущих в сходных условиях, выявили, что кобылы мочились в среднем 7,4 раза в сутки, жеребцы 12,8, а жеребята 12,5 раза[5].

В большинстве случаев во время мочеиспускания лошади прекращают пастись; в то же время, они не ищут какого-то особого места для мочеиспускания. В большинстве случаев лошади просто делают краткий перерыв в том, чем они занимались, либо же это происходит при смене вида деятельности – например, после отдыха или непосредственно перед пастьбой.

Жеребцы в брачный период часто исследуют мочу кобыл. Если кобыла не в охоте, интерес к ней быстро пропадает. Жеребцы часто обращают внимание на те места, где находятся экскременты. Исследования показали, что в 50,6% случаев из 77 случаев жеребцы реагировали на мочу взрослых кобыл[6]. Обычная реакция жеребца на мочу кобылы: жеребец приближается, нюхает, наступает на место мочеиспускания, мочится поверх, снова разворачивается и нюхает, иногда демонстрируя флемен. Несмотря на то, что жеребцы в этой дикой популяции реагировали на навоз кобыл не так часто (39,5% из 76 случаев), их поведение по отношению к экскрементам было схожим. Они к ним приближались, исследовали и помечали, как и в случае с мочой. При реакции взрослых жеребцов на экскременты взрослых кобыл, так же как и жеребят в этой группе, в 92,1% случаев наблюдалось мочеиспускание. Молодые жеребчики, но не кобылки, тоже были замечены в проявлении подобной реакции, демонстрируемой взрослыми жеребцами. Были свидетельства того, что в некоторых случаях кобылки исследовали чужие экскременты и мочились поверх них[7]. В группе исследуемых в Нью Форесте пони было сравнительно мало жеребцов[8]. Мочеиспускание поверх чужих экскрементов у них наблюдалось редко; чаще пони испражнялись. На свободе жеребцы редко (16,8% случаев) мочатся на общие навозные кучи на пастбищах[9]. Доминантные жеребцы имеют тенденцию мочиться на экскременты подчиненных лошадей.

[3] Jeffcott 1972.
[4] Tyler 1969.
[5] Kownacki 1978.
[6] Feist & McCullough 1976.
[7] Boyd 1980.
[8] Tyler 1972.
[9] Feist & McCullough 1976.



## Дефекация

Процесс дефекации не сопровождается какой-либо специфической позой (см. рис. 10.1). Лошадь лишь приподнимает хвост и зачастую сдвигает его в сторону. Животные могут испражняться, не прекращая пастьбы и движения. Если же они останавливаются, то сначала расставляют зада, приподнимают хвост, расширяют анус, и происходит дефекация. Весь процесс редко занимает более 30 секунд, обычно менее 15. Некоторые новорожденные жеребята успешно испражняются несколькими яблоками в конце первого часа жизни, в позе с поднятым хвостом и расставленными ногами[10]. Частота дефекации с возрастом увеличивается (см. рис. 10.1).

После испражнения лошадь может сделать несколько шагов вперед и покачать хвостом из стороны в сторону. Если она идет или пасется, то не прерывает своих занятий. Иногда лошади разворачиваются и обнюхивают фекалии. Чаще обонятельное исследование происходит, когда навоз добавляется к уже существующей куче. Жеребцы исследуют чужие фекалии. Перед тем как добавить в кучу своего навоза, лошадь может начать копать его ногой. После дефекации следует новый сеанс обнюхивания.

Частота дефекации варьируется в зависимости от пола, возраста и рациона. Исследование пони в Нью Форрест показали, что дефекация происходит с частотой в среднем каждые 2,2 часа летом и 2,4 часа зимой[11]. Было замечено, что процесс дефекации протекал сходным образом в период 24 часов у представителей обоих полов[12]. Исследование показало, что жеребцы испражняются в среднем 12,8 раза в сутки, кобылы 6,5, а жеребята 10,3 раза.

Лошади на пастбище совершают дефекацию в той его части, где трава менее объедена. Таким образом пастбище делится на зоны с короткой травой и с грубыми высокими растениями и сорняками[13]. Наблюдения за лошадьми на свободе показали, что взрослые лошади проводили большую часть времени в зоне с короткой травой, затем перед испражнением перемещались ближе к «грубой» зоне. Они обнюхивали грунт, испражнялись и покидали эту зону. Жеребята менее склонны делить пастбище на зоны и зачастую даже пасутся в зоне с грубой травой.

Лошади на свободе имеют тенденцию не ограничивать дефекацию определенной территорией, за исключением жеребцов. Взрослые жеребцы, как гаремные, так и холостяки, часто испражняются в так называемых жеребцовых кучах. Из 186 случаев дефекации, зафиксированных исследователями, 89,6% было совершено на такие кучи[14]. Молодые жеребчики тоже иногда испражня-

[10] Tyler 1969
[11] Tyler 1969
[12] Kownacki 1978
[13] Francis-Smith & Odberg 1976
[14] Feist & McCullough 1976

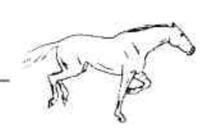
ются в этих местах. Наибольшая куча возникает у дороги, по которой проходят многочисленные социальные группы, например на водопой. Исследования показали, что жеребцовые кучи достигают размеров от 1 квадратного метра до 1,8 на 7,6 м[15]. Кучи часто использовались при стычках между жеребцами, как часть проявления враждебного поведения.

Жеребцы могут регулировать количество выделяемого навоза, когда метят навозные кучи или фекалии кобыл, так что они способны испражняться несколько раз за короткий промежуток времени. Например, один жеребец испражнился на три кучи и помочился на четвертую в течение 10 минут[16].

[15] Feist 1971
[16] Tyler 1969



# 11 Поведение, направленное на достижение комфорта



Для достижения комфорта лошади греются на солнце, чешутся, трутся, лижут, валяются и отряхиваются. Кроме того, они занимаются взаимным грумингом и стараются минимизировать дискомфорт, который испытывают из-за плохой погоды, жары и насекомых. Многие из этих действий носят сезонный характер.

Степень комфорта определяется также наличием компаньонов и воссоединением с родовой группой. Например, жеребенок в случае опасности прячется под бок матери. Эти типы поведения обсуждаются далее в последующих главах.

## Самостоятельные действия

### Солнечные ванны

В зимние месяцы, когда ночью холодно, ясным утром лошади ищут открытые места, чтобы погреться под прямыми лучами солнца. Они встают к солнцу боком, поэтому лучи согревают максимально возможную площадь их тела. Некоторые лошади стоят расслабленно, прикрыв наполовину глаза; другие ложатся и засыпают медленным или быстрым сном. Солнечные ванны длятся 30 минут и более, затем лошади начинают двигаться. Кроме того, иногда они греются и в другое время дня, например, после прошедшего дождя, когда выглядывает солнце.

### Поиск укрытия

Во время непогоды лошади часто ищут способы снизить ее воздействие, особенно при низкой температуре. Они, как правило, перестают питаться, и стоят, опустив шею почти горизонтально. В плохую погоду лошади редко ложатся. Когда дует сильный ветер, они встают задом к нему или прячутся в укрытие. Иногда можно видеть, как животные дрожат от холода.

В жаркую погоду лошади стремятся отдохнуть в тени. Иногда они потеют. Если есть возможность, животные больше времени проводят у воды или в воде.

Чтобы спастись от насекомых, лошади ищут воду. Наблюдения за лошадьми, живущими в Национальном ландшафтном морском заповеднике «Остров Ассатиг» на свободе, показали, что они много времени проводят у кромки берега или стоя в воде на небольшой глубине[1]. Движение, например галоп или рысь, также помогает избавиться от насекомых. Кроме того, лошади ищут укрытия, где меньше насекомых. Камарги укрываются в местах со скудной растительностью или вообще лишенных растений, чтобы отдохнуть в светлое время суток[2]. В таких местах мало слепней[3]. В ночное время и в свободный от слепней сезон лошади редко посещают такие бесплодные земли. В Национальном ландшафтном морском заповеднике «Остров Ассатиг» было обнаружено аналогичное поведение у пони, которые стремились избежать дискомфорта, причиняемого насекомыми[4]. Они часто отдыхали на берегу моря в продуваемых ветром дюнах, а также на плоских участках за дюнами, где почти нет насекомых. В Неваде на Грэнит Рэндж (Granite Range) лошади спасались от насекомых на высоких склонах и гребнях гор, а также на покрытых снегом участках.

## Лизание

Лошади часто лижутся. Животные обычно облизывают область вокруг рта, но также могут делать это в процессе груминга доступных участков тела, таких как передние ноги, плечи и брюхо, чтобы снять с них загрязнения (особенно жидкие). В сравнении с другими млекопитающими лошади меньше используют лизание во время груминга.

## Покусывание

Покусывание резцами (см. рис. 11.1, *а* и *б*) может варьироваться от легкого почесывания до энергичного многократного захвата кожи зубами. Это обычная форма груминга, позволяющая избавиться от зуда и засохшей на шкуре грязи. Лошадь не может почесать таким способом все участки тела. Ей доступны передние ноги, бока и поясница. Треть самостоятельного груминга у кобыл заключается в покусывании; у жеребят этот показатель составляет 60%[5].

На почесывание зубами несколько похож резкий укус, который, как правило, следует после того, как лошадь укусит насекомое. Голова быстро поворачивается к раздраженной части тела, и зубы вступают в контакт с кожей. Иногда на этом участке лошадь продолжает покусывание.

[1] Keiper 1979.
[2] Duncan & Cowtan 1980.
[3] Hudges и др. 1981.
[4] Keiper & Berger 1982.
[5] Crowell-Davis 1987.



## Чесание задними ногами

С помощью копыт задних ног лошади чешут голову и внутреннюю часть шеи (см. рис. 11.1, *в*). Они опускают шею и голову и поворачивают их навстречу копыту. Такое поведение характерно для жеребят и редко встречается у

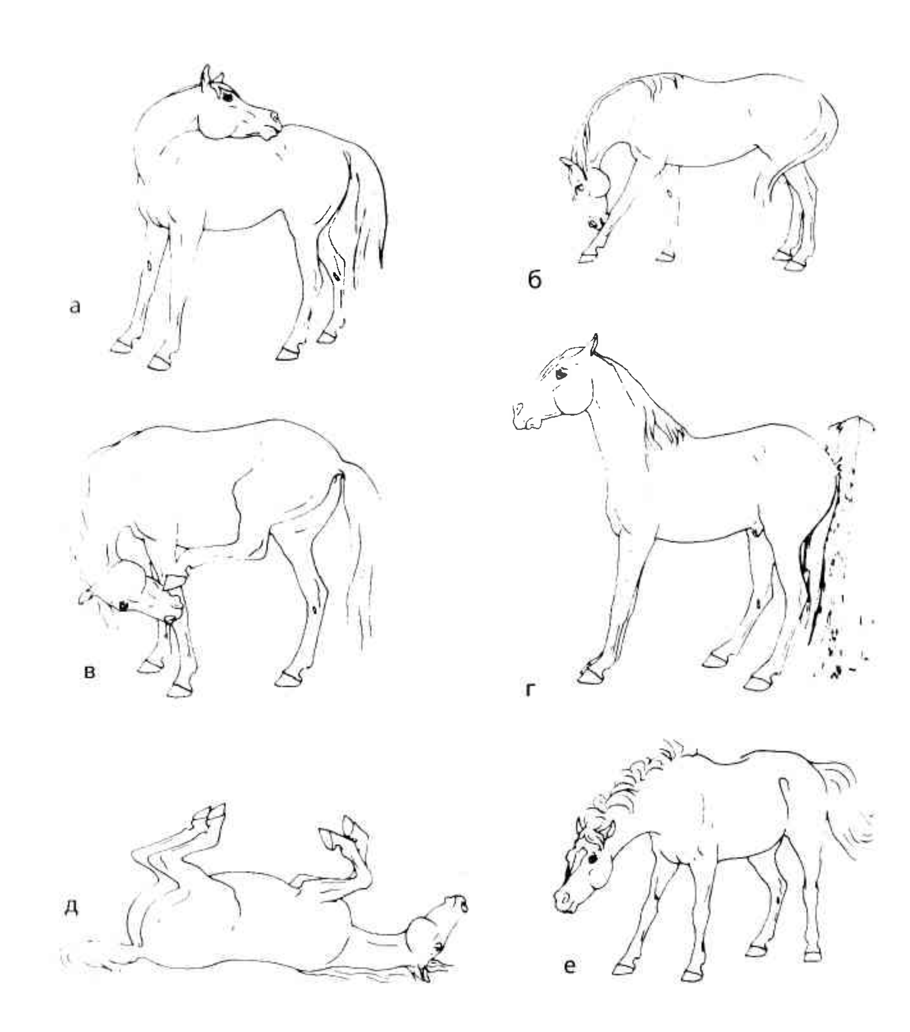



**Рис. 11.1.** Примеры поведения, направленного на достижение комфорта у лошадей: (а) покусывание, (б) покусывание передней ноги в дополнение к взмахам хвоста, (б) почесывание, (г) трение ягодицами о статичный предмет, (д) валяние и трение спиной о грунт, (е) встряхивание

взрослых лошадей. Однако некоторые пони продолжают чесаться таким образом и во взрослом возрасте. Уэльсские пони демонстрировали чесание задними ногами в 17% случаев у жеребят и лишь в 4% у взрослых кобыл[6].

## Чесание о статичные предметы

Путем трения части тела о другую часть тела, либо о предметы окружающей обстановки обеспечивается массаж кожи. Лошади часто трутся головой о передние ноги или брюхо, если чувствуют зуд. Было замечено, что в процессе самостоятельного груминга кобылы поступают так в 42% случаев, а жеребята лишь 13%[7]. Часто молодые и взрослые лошади коротким движением, похожим на потирание, сбрасывают с кожи насекомое.

Резкое поднятие задней ноги часто используется, когда лошади отгоняют насекомых с брюха. Нога резко поднимается, и ее коленная и медиальная часть делает короткое потирающее движение по боку или животу. Поднятие и опускание любой ноги (т.е. топание, брыкание или подъем задней ноги), чтобы отогнать насекомых, может быть как легким движением, так и активным и приводящим к контакту с животом или землей.

Лошади часто почесываются о предметы головой, шеей, основанием хвоста и крупом (см. рис. 11.1, *г*). Иногда они начинают чесаться головой и шеей, переходя дальше и заканчивая крупом и репицей. Заборы, дверные проемы, столбы, деревья и кустарники часто используются в качестве статичного объекта[8]. Лошадь становится, прижимаясь к объекту, а затем двигается вперед-назад, почесывая этот участок. Случается, что лошади проходят под низко опущенной веткой дерева и чешут об нее спину. В других случаях они перешагивают через низкое дерево и кустарник, почесывая вентральную область. Лежа на груди, лошади могут елозить взад и вперед, чтобы почесать область груди и основание шеи о грунт.

Когда кобылы чешутся крупом и репицей, может произойти сексуальная стимуляция. Было сделано наблюдение за кобылой, которая чесалась репицей и демонстрировала все признаки удовольствия (вытягивала голову и раскачивала ею из стороны в сторону и делала характерное движение губами)[9]. Жеребцы мастурбируют, постукивая пенисом о брюхо. Иногда происходит семяизвержение.

## Валяние

Валяясь, лошади чешут спину (см. рис. 11.1, *д*). Это действие может выполнять и другие функции – например, стряхнуть со шкуры пыль или грязь, а также

[6] Crowell-Davis 1987.
[7] Crowell-Davis 1987.
[8] Hassenberg 1971.
[9] Tyler 1972.



для выражения социальной доминантности. Часто лошади валяются после того, как полежат. Они опрокидываются на спину, устремляя ноги вверх, извиваются и чешутся об грунт (см. рис. 11.2). Перед тем как встать, лошади могут поваляться несколько раз. В большинстве случаев они не перекатываются через спину, а возвращаются в исходное положение с той же стороны, с которой начинали валяться. В одном наблюдении отмечалось, что валяние составляло у кобыл пони 14% от общего количества самостоятельных действий, направленных на достижение комфорта; у жеребят до отъема этот показатель составлял 5%[10].

Некоторые лошади предпочитают валяться в определенном месте. Обычно это зоны с сухим хорошим грунтом, песком или в ряде случаев грязью. Валянию часто предшествует копание.

## Встряхивание и подергивание кожи

Обычно после валяния лошади встряхиваются всем телом, после того как встанут на ноги (см. рис. 11.1, *е*). Даже не повалявшись, после лежания они встряхиваются. Шея опускается почти горизонтально, лошадь быстро подергивает подкожными мышцами по всему телу, и шкура энергично отряхивается (рис. 11.1, *е*, и 11.2), обычно поднимая вокруг себя облако пыли. Часто встряхивание начинается с головы и распространяется волнообразными сокращениями мускулов по всему телу. Можно наблюдать, как лошади встряхиваются после расседлывания и даже под седлом.

Лошадь может встряхнуть только одной головой, независимо от встряхивания тела. Такое поведение может быть реакцией на раздражение морды и ушей насекомыми и другими раздражителями. Движение осуществляется вдоль продольной оси тела, грива и челка хлопают по шее и отгоняют насекомых.

Возможно быстрое локальное подергивание участка кожи за счет сокращения подкожных мышц. Чаще это происходит в районе плеч и передних конечностей. Такое движение лошадь совершает в ответ на локальное тактильное раздражение, например, насекомое, которое село ей на кожу.

## Взмахивание хвостом

Лошадь обмахивается от насекомых хвостом, что помогает ей отогнать их от задней части, не прибегая к движениям головы или ног. В сезон, когда лошадей одолевают насекомые, их хвосты находятся практически в непрерывном движении, обмахивая задние ноги и паховую область, куда могут сесть насекомые. Длина хвоста определяет эффективность таких действий. Жеребята и годовики не могут своими короткими хвостиками действовать так же эффективно, как взрослые лошади.

[10] Crowell-Davis 1987

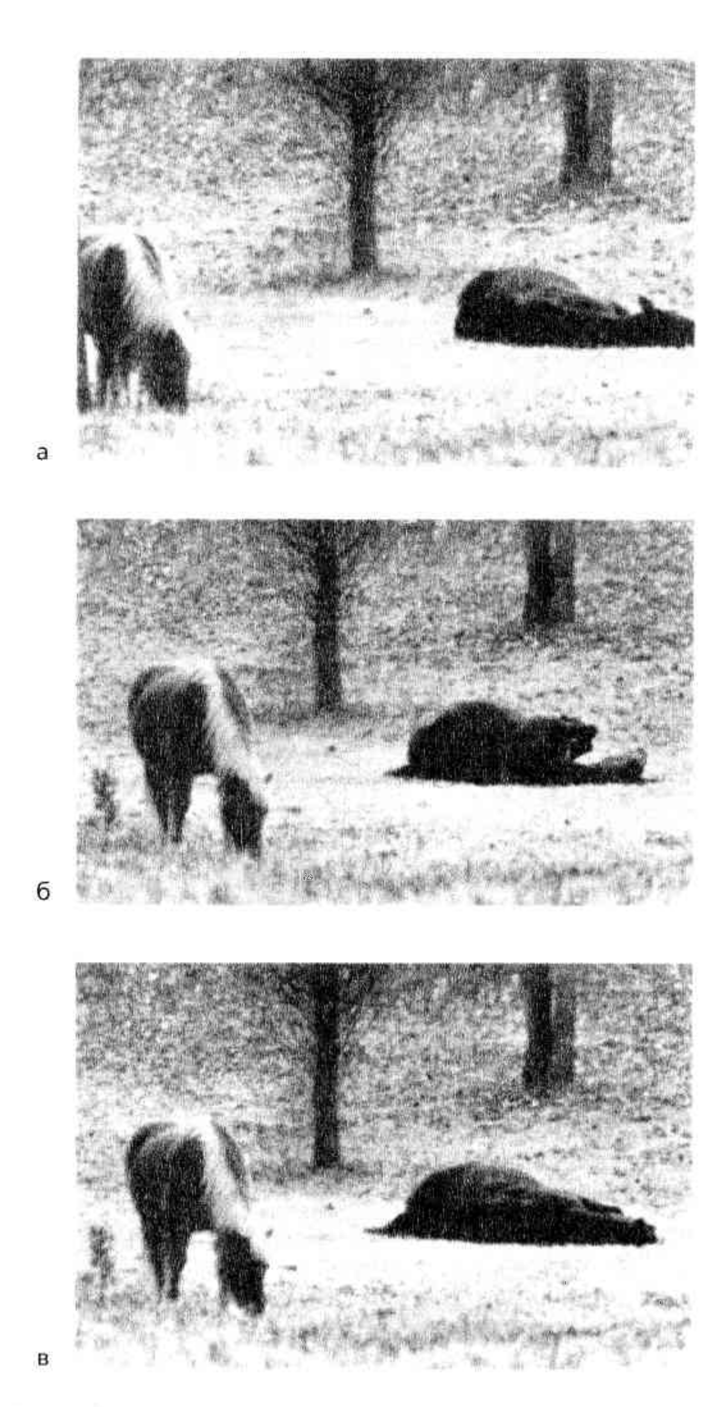



**Рис. 11.2.** Серия фотографий, демонстрирующая, как кобыла ложится, валяется на спине, встает и встряхивается



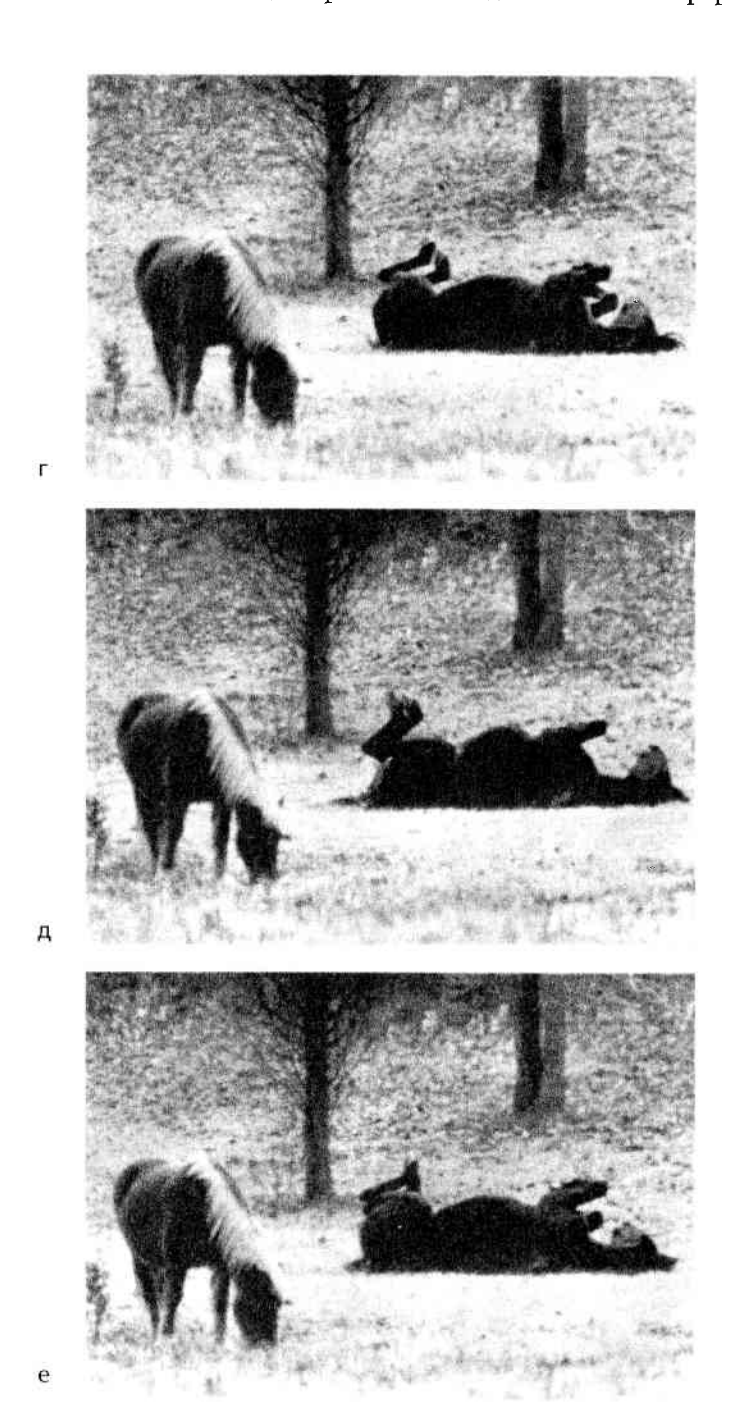



**Рис. 11.2.** Серия фотографий, демонстрирующая, как кобыла ложится, валяется на спине, встает и встряхивается






ж



з



и

**Рис. 11.2.** Серия фотографий, демонстрирующая, как кобыла ложится, валяется на спине, встает и встряхивается



Частота взмахов зависит от количества насекомых. Пони в Национальном ландшафтном морском заповеднике «Остров Ассатиг» взмахивали хвостами с частотой 54,8 раз в минуту, когда находились в болотах и внутренних дюнах; в тех местах, где насекомых было меньше (на берегу моря), частота взмахов составляла 30,9 раз в минуту. В солнечные дни частота взмахов возрастала до [illegible]; в пасмурную погоду она уменьшалась до 27,4; в дождливые дни этот показатель равнялся 19,7[11].

Движения хвостом совершаются в основном из стороны в сторону, так что некоторые длинные пряди достигают паха и внутренней поверхности задних ног (рис. 11.1, *б*). Иногда взмахи бывают очень сильными, так что хвост может хлестнуть по животу или попасть между задними ногами. Во время спокойных движений репица при взмахах приподнимается незначительно, максимум до горизонтального положения. Движения хвоста происходят в основном в горизонтальной плоскости, хвост редко поднимается вертикально, чтобы достичь бедер или крупа.

## Коллективные действия

### Взаимный груминг

Взаимное покусывание двух лошадей представляет собой обычный процесс взаимного груминга (аллогруминг). Взрослые лошади редко лижут друг друга. Обычно партнеры встают друг к другу лицом, так, чтобы их плечи оказались рядом, и начинают покусывать (см. рис. 11.3). Продолжительность груминга может варьироваться от нескольких секунд до 10 минут[12], но в 90% случаев он длится 3 минуты или чуть меньше. После первоначального обнюхивания, груминг начинается с гребня шеи, далее лошади переходят к холке, плечам и вдоль спины к крупу и основанию хвоста. Иногда лошади разворачиваются другим боком к партнеру.

Взаимный груминг направлен в первую очередь на те части тела, которые лошадь не может легко почесать сама. Дорсальная область шеи и холка являются обычными объектами взаимного груминга. У исландских лошадей была обнаружена следующая предпочтительность: грива (59,2%), холка (18,5%), спина (9,3%), круп (5,8%), основание хвоста или репица (4,8%), шея (1,7%) и плечи (0,7%)[13]. Исследователи проанализировали видеозаписи 38 случаев взаимного груминга, чтобы определить предпочтительный участок для груминга (основание шеи перед холкой). Затем исследователи воздействовали это ме-

---

[11] Keiper & Berger 1982.
[12] Feist & McCulloug 1976.
[13] Hechler 1971.

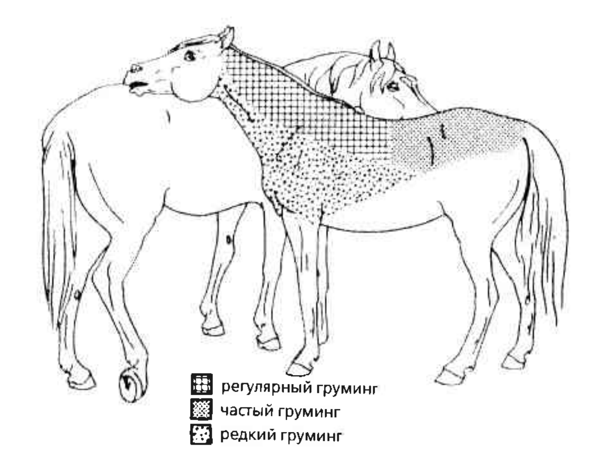



**Рис. 11.3.** Взаимный груминг (аллогруминг).

сто другим лошадям вручную, имитируя почесывание и его частоту (2 раза в секунду). Они обнаружили, что груминг «чесательного местечка» снижает у лошади частоту сердцебиения, в то время как груминг на плече (не предпочитаемом участке) не привел к сокращению частоты сердцебиения[14].

Лошади, как правило, выбирают одного или нескольких партнеров по грумингу. Все же некоторые лошади никогда не занимаются аллогрумингом[15]. В природе лошади занимаются взаимным грумингом только с членами своей социальной группы. Подобные действия возможны между кобылами, кобылой и особью мужского пола и реже между двумя особями мужского пола. Особенно часто это встречается у незрелых лошадей. Никогда не был замечен груминг между косячным жеребцом и жеребенком[16]. Молодая лошадь может выступить с инициативой по отношению к взрослому жеребцу, но чаще всего она встретит отказ. Жеребята занимаются грумингом между собой[17]. Груминг между любыми двумя партнерами прекращает доминантная особь[18]. При этом доминанта была инициатором груминга лишь в 38% наблюдаемых случаев.

В некоторых случаях жеребенок или годовик приближаются к своей матери, занятой взаимным грумингом с другой лошадью, и начинает покусывать ее. Мать либо игнорирует эти действия, либо меняет партнера и начинает покусывать своего отпрыска[19]. В течение первых 30 минут после рождения кобылы часто облизывают жеребят, позднее это наблюдается редко.

[14] Feh & De Mazières 1993
[15] Wells & Goldshmidt-Rotshchild 1979
[16] Feist 1971
[17] Crowell-Davis 1986
[18] Tyler 1969
[19] Tyler 1969



Кобыла и жеребенок начинают заниматься взаимным грумингом спустя несколько дней после родов. Изначально кобыла не отвечает не действия жеребенка. Самый ранний взаимный груминг был зафиксирован исследователями между 6-дневным жеребенком и его матерью[20]. Наблюдали короткий сеанс чистки между 8-дневным новорожденным и годовиком[21]. После достижения возраста 1 месяца жеребенок проводит много времени, занимаясь грумингом с другими жеребятами. Периоды аллогруминга увеличиваются еще в течение нескольких последующих месяцев.

Частота взаимного груминга между членами одной социальной группы зависит от времени суток и сезона. Было сделано наблюдение, согласно которому его частота существенно снижалась в период с 23:00 до 04:00 летом[22]. В это время лошади предпочитали отдыхать в положении лежа. Весной на юге Франции пик взаимного груминга у камаргов, жеребцов, кобыл и годовиков, приходится на май[23]. У лошадей в Нью Форест пики отмечались в апреле и июле, а спад в сентябре[24]. В апреле происходит линька зимней шерсти, а в июле лошади прячутся в тени.

Когда лошади собираются в группу, обмахивание хвостом приобретает вид взаимного освобождения от насекомых. Две лошади, встав боком друг к другу и носом к крупу, обмахивают грудь и переда партнера. Сближение не только подставляет тело под взмахи хвоста партнера, но и уменьшает площадь, доступную насекомым. Было обнаружено, что лошади, стоящие близко друг от друга в группе, существенно меньше ($P < 0{,}01$) страдали от укусов кровососущих насекомых[25]. Наблюдали следующую стратегию: пони собирались в группы, вставали носом внутрь и по очереди обмахивали хвостами как себя, так и соплеменников[26].

## Симбиоз с птицами и человеком

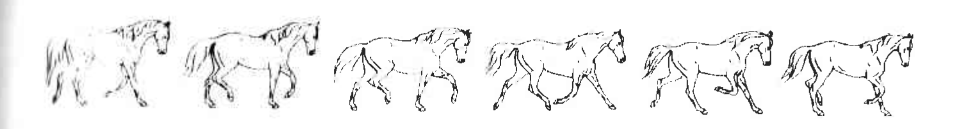
Симбиоз между птицами и крупнокопытными существует на большинстве континентов. В ходе этих отношений птицы либо склевывают эктопаразитов, либо охотятся на насекомых, привлекаемых движениями большого животного. Поедая клещей и кровососущих насекомых или отпугивая вредных насекомых, птицы помогают своим симбиотическим партнерам. Подобный симбиоз был замечен между лошадьми и египетской цаплей. При таком взаимодействии цапли иногда поедают насекомых, стоя у лошадях на спине, но чаще на земле. Лошади позволяют цапле подобные действия и не проявляют по отно-

[20] Tyler 1969
[21] Blakeslee 1974
[22] Keiper & Keenan 1980
[23] Wells & Goldschmidt-Rothschild 1979
[24] Tyler 1969
[25] Duncan & Vigne 1979
[26] Keiper 1979a

шению к ней агрессии. Открытая пассивность лошадей в ответ на физический контакт свидетельствует о том, что они получают от этого удовольствие и подавляют естественную реакцию отторжения. Подобную пассивность лошади проявляют, когда видят, что человек прихлопывает и убивает слепней, садящихся на них или кусающих их; но при этом если лошади не нуждаются в помощи, они будут избегать человека.

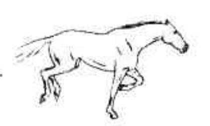
Взаимовыгодные отношения между человеком и лошадью являются фундаментальной причиной, вследствие которой эти два вида установили сотрудничество 6000 лет назад. Лошадь способна проявлять дружелюбие и общую покорность человеку, плюс дает нам много преимуществ. Со своей стороны, человек обеспечивает ее защитой, кормом и заботой.

# Часть IV



# Репродуктивное поведение

# 12 Сексуальное поведение жеребцов



Жеребцы демонстрируют разнообразное сексуальное поведение, включая следование за призывом кобылы, проверку ее готовности к случке, эрекцию, садку, введение, движения тазом и семяизвержение. На свободе последние проявления демонстрируются реже, чем предварительные, ведущие к садке. Жеребцы в природе часто интересуются взрослыми кобылами и проверяют их готовность; они ищут во встреченных кобылах обонятельные, визуальные, тактильные и звуковые признаки сексуальной готовности[1]. Лишь некоторые из кобыл оказываются готовы к совокуплению. В большинстве случаев кобыла отказывает жеребцу. На свободе только кобыла в эструсе позволит жеребцу сделать садку. Неготовая кобыла отобьет задом, сделает какое-либо другое агрессивное движение либо просто убежит от жеребца. Поэтому самцы с осторожностью исследуют самок и возбуждаются, только удостоверившись в ее положительном настрое.

В условиях конюшни все происходит, как правило, по-другому. Кобылу ведут на случку в случной шлее, к ней подводят жеребца. Его стимулируют и помогают правильно ввести пенис. В таких условиях жеребцы часто возбуждаются и демонстрируют эрекцию еще до того, как доберутся до кобылы. Поскольку свобода кобылы ограничена, жеребец меньше исследует ее. Опытный производитель быстро делает садку. Жеребцы, приученные делать садку на манекен (для сбора семени), возбуждаются от таких факторов, как приближение искусственной вагины или присутствие манекена. Дополнительные обстоятельства, связанные с окружающей средой, могут оказывать влияние на сексуальное поведение жеребцов, в том числе спровоцировать импотенцию в некоторых случаях.

Сексуальное поведение жеребцов имеет сложный базис. Задолго до рождения стероидные гормоны оказывают влияние на развитие не только внутренних и внешних половых органов, но и мозга зародыша мужского пола.

[1] Tschanz 1980

В результате формируется маскулинность. Мужское сексуальное поведение обусловлено тестостероном и его метаболическим продуктом обмена веществ эстрадиолом, играющими сложную роль. По мере взросления жеребчиков внутренние и внешние стимулы запускают или подавляют сексуальную реакцию, воздействуя на ткани мозга и нейроэндокринную восприимчивость. Для обеспечения размножения нейронами гипоталамуса выделяется гонадолиберин (ГНДЛБ), который с кровью транспортируется к гипофизу и вызывает выделение люлиберина (ЛЛБ). Люлиберин с кровью доставляется к гонадам, где вместе со стероидными половыми гормонами стимулирует секрецию тестостерона. ГНДЛБ способствует выработке гипофизом фолликулостимулирующего гормона (ФСГ). ФСГ с кровью поступает в гонады и регулирует сперматогенез. Обычно гормоны вырабатываются крошечными порциями. Присутствие одного или нескольких эндокринных гормонов в плазме может вызвать увеличение или снижение выработки химических веществ в других тканях. Таким образом, производство и выделение этих веществ регулируется позитивной или негативной замкнутой цепью.

Сезонный световой период оказывает некоторое воздействие на половой цикл жеребцов. Например, жеребцы в северном полушарии, которых 2 декабря перевели на суточную периодичность 16 часов светлого времени и 8 часов темного, имели больший размер яичек, быстрее достигали эякуляции и в феврале давали вдвое больше спермы по сравнению с остальными жеребцами[2]. Таким образом, продолжительность светового периода может быть использована для регулирования сезонного сексуального цикла у жеребцов.

Уровень тестостерона в плазме крови жеребцов меняется циклично, как по сезонам, так и в течение дня. Летом уровень тестостерона выше, особенно во второй половине дня (14:00–17:00) и ночью (22:00–01:00)[3]. Объем спермы выше всего летом, но концентрация сперматозоидов больше осенью. Следовательно, концентрация тестостерона в плазме не обязательно связана во времени с оптимальным качеством семени. Было проведено исследование, в ходе которого жеребцам через день в течение 88 дней вводили тестостерона пропионат; подобное вмешательство, как и его прекращение, не повлияло на либидо[4]. Однако при увеличении дозы (20 мг/кг веса тела) было замечено сокращение ширины мошонки, уменьшение производства сперматозоидов, объема спермы, выделяемой за одну эякуляцию, снижение подвижности и процента нормальных сперматозоидов. Спустя 90 дней после лечения большинство симптомов исчезли, лишь объем спермы, выделяемой за одну эякуляцию, оставался небольшим (количество сперматозоидов в экстрагонадных протоках пришло в норму).

[2] Clay и др. 1987.
[3] Byers и др. 1983.
[4] Squires и др. 1981.



## Модели поведения жеребцов

Действия, предшествующие сексуальному контакту, начинаются с того, что жеребца привлекает какая-нибудь кобыла. Одним из факторов является поза, напоминающая ту, в которой кобыла мочится. Жеребец может коротко заржать и начать, гарцуя, приближаться к ней, удерживая голову в собранном и приподнятом положении. Обычно он движется рысью, высоко поднимая и сильно выбрасывая ноги. Если кобыла находится в группе, жеребец может нагнуть и вытянуть шею, приняв агрессивную позу, чтобы прогнать остальных и отделить от них кобылу. Он будет размахивать шеей из стороны в сторону, и грозить укусить.

Когда жеребец оказывается рядом с потенциально готовой к случке кобылой, он часто издает пульсирующее гортанное ржание. Приблизившись к кобыле, он начинает обнюхивать ее голову, бедра, область гениталий и паха; часто он пощипывает ее за круп и бедра. После обнюхивания гениталий он нередко делает флемен. В зависимости от степени готовности кобылы жеребец либо продолжает свои действия, либо теряет к ней интерес. Если кобыла готова, жеребец снова покусывает и начинает облизывать ее круп, зада, шею и переда. Таким способом он продолжает проверять ее готовность. В это время его пенис эрегирует (см. рис. 12.1).

Эрекция может начаться по мере приближения жеребца к кобыле. Пенис имеет мускульно-сосудистое строение без приаповой кости или сигмовидного изгиба. Успешное введение и семяизвержение достигается за счет сильного сексуального возбуждения и полной эрекции. Для совершения случки лошадям нужна прелюдия. Постепенное набухание эректильных сосудистых тканей пениса вызывает выдвигание его из препуция. Сначала появляется только дистальная часть пениса; все остальное остается прикрытым внутренней складкой препуция[5]. По мере развития эрекции складка исчезает, и ткани становятся относительно гладкими, а пенис все более твердым. У взрослых жеребцов длина открытого пениса по дорсальной стороне в состоянии полной эрекции достигает 30–50 см. Обычно полная эрекция наступает в процессе «ухаживания» и исследования кобылы на готовность к случке. Повторяющиеся и продолжительные флемены, неудачная садка и бегство кобылы являются факторами, снижающими возбуждение и эрекцию.

Эрекция достигается не только при исследовании кобылы в эструсе[6]. Взаимный груминг жеребца или жеребчика с кобылой вне эструса тоже может вызвать подобную реакцию. Жеребчики 2–3-месячного возраста демонстрируют полную эрекцию, отдыхая или играя с другими жеребятами[7]. Отдыхающие

[5] Sisson & Grossman 1953.
[6] McDonnell и др. 1991.
[7] Tyler 1972.

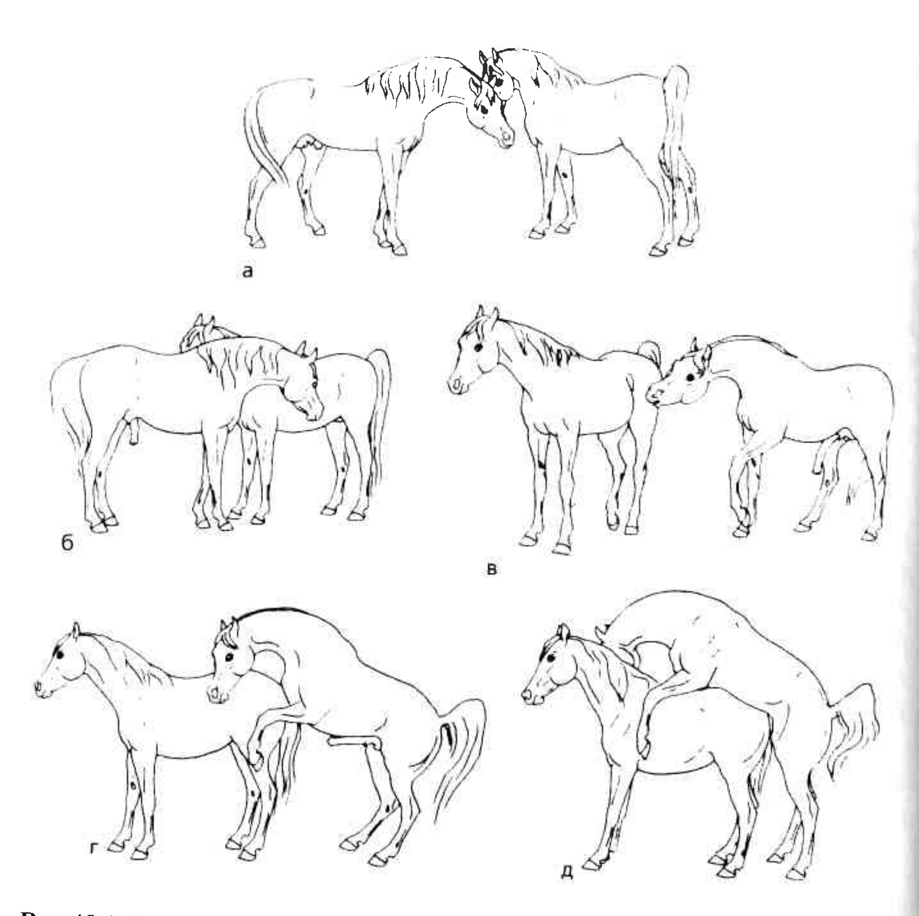



**Рис. 12.1.** Последовательность сексуальных действий жеребца: жеребец проверяет готовность кобылы, возбуждается, затем следует садка и копуляция.

жеребцы, которых никто не тревожит, могут эрегировать и сделать несколько дорсовентральных ударов пенисом по брюху, что достигается за счет сокращения мускулов таза (ischiocavernosus), или тереть головку пениса о живот путем быстрого опускания крупа. Действия прекращаются спустя 1–5 минут, но могут повториться через несколько часов.

Иногда такая мастурбация ведет к семяизвержению. Такое явление наблюдается и в лежачем положении во время быстрого сна. Было проведено исследование, в ходе которого велась ночная видеосъемка 12 жеребцов[8]. 10 спали лежа и мастурбировали (в среднем сеансы длились 14,5 минут). 40% случаев мастурбации наблюдались через 5 минут после принятия бокового лежачего положения.

[8] Wilcox и др. 1991.



Наблюдения за конюшенными жеребцами в течение 7 дней показали, что эрекцию (полную или частичную) животные демонстрировали в среднем 7,4 раза за сутки (разброс показателей от 3 до 17)[9]. Общая продолжительность эрекции составила 38 минут за 24 часа. Сравнив зимние и весенние наблюдения, исследователь пришел к выводу[10], что летом полная эрекция достигалась в среднем 4 раза в день, а зимой 3,8. Общее время эрекции летом было выше, чем зимой, чаще всего она происходила утром (07:00 – 09:00) и реже всего после занятий (17:00 – 20:00). Более 50% случаев полной эрекции достигалось благодаря очевидной мастурбации. Трое из 7 наблюдаемых жеребцов имели возраст 9–10 лет, остальным было от 1,3 до 2,1 года. Взаимосвязи между интенсивностью, частотой достижения эрекции и возрастом замечено не было. Один взрослый жеребец демонстрировал эрекцию более часто и продолжительно. Мастурбация с последующим семяизвержением наблюдалась у двух молодых жеребцов (всего 3 раза) зимой, а у более взрослых (всего 8 раз) летом.

После прелюдии и эрекции нередко следует попытка сделать садку. Жеребец заходит сзади, резким движением поднимает вверх передние ноги и закидывает их на спину кобылы (см. рис. 12.1). Он обхватывает передними ногами ее бедра по бокам, опираясь грудью на ее круп, и пододвигает задние ноги. Его шея опущена и рот достает до гребня или шеи кобылы. Иногда жеребец покусывает кобылу в эти места. Иногда молодые жеребцы делают садку спереди или сбоку и затем перемещаются к крупу, переступая задними ногами.

Садка не всегда ведет к толчкам тазом и введению пениса. Наблюдения за пони на пастбище показали, что в течение первого месяца введение наблюдалось в 55% садок на кобыл в эструсе; если после первоначальной неудачи кобыла оставалась стоять, копуляция происходила со второй попытки[11]. Некоторые жеребцы делают садку до наступления полной эрекции, поэтому для совершения копуляции им приходится делать несколько садок. Молодые или импотентные жеребцы во время садки не совершают движений тазом, либо двигаются незначительно. Повторяющиеся движения тазом являются важной составляющей сексуального поведения жеребца, позволяющей пенису занять правильную позицию и войти в вагинальное отверстие, произвести введение и стимулировать семяизвержение. Эрекция головки пениса достигает максимума после введения. Эякуляции предшествуют несколько толчков тазом. Было установлено[12], что среднее количество толчков тазом равно 7.

Семяизвержение, как правило, происходит через 9–16 секунд после полного введения. Непосредственно перед этим толчки тазом прекращаются, и изогнутая, выпуклая головка пениса крепко упирается в конец влагалища и

[9] Tischner 1982.
[10] Tischner и др. 1986.
[11] Tyler 1972.
[12] Asa и др. 1979.

шейку матки. Сперма мощной струей выбрасывается непосредственно в матку[13]. Прекращение движений тазом является знаком начала эякуляции. В ходе семяизвержения некоторые мускулы задних ног несколько раз сокращаются. Хвост двигается вверх-вниз и в стороны синхронно с вынужденным сжатием уретральной мускулатуры. Сперма выбрасывается в 6–9 приемов, вследствие сокращения уретры[14]. Частота дыхания остается увеличенной. Сразу же после семяизвержения тело жеребца расслабляется, голова опускается сбоку на шею кобылы. В течение 30 секунд после начала копуляции у большинства жеребцов наступает эякуляция, и они слезают с кобыл. К примеру, копуляция пони в Нью Форест длилась от 12 до 26 секунд[15]. Исследователь, наблюдавший за лошадьми чистокровной породы и квотерхорсами, отметил, что копуляция у них длилась от 14 до 43 секунд (в среднем 27,9 ± 7,7 сек.)[16]. После окончания акта пенис становится мягким и легко выскальзывает наружу. Спустя минуту он уже скрывается препуцием.

Данные о сексуальном поведении жеребцов сведены в таблице 12.1. На эти данные оказывают влияние возраст, опыт, сезон и, вероятно, наследственность.

После совокупления жеребец может расслабленно встать позади кобылы. Он зевает, стоит на месте или начинает пастись. Часто жеребцы обнюхивают область гениталий у кобыл или землю под ее задними ногами. Иногда наблюдается флемен[17]. Через несколько секунд пара начинает разделяться. Наблюдения за лошадьми на пастбище показали, что кобыла первой отходит в 60% случаев, жеребец в 26%[18]; одновременное расхождение наблюдалось в 14%. Изредка кобыла следует за уходящим жеребцом.

## Интенсивность сексуального поведения

Жеребцы демонстрируют либидо круглый год; несмотря на это, его интенсивность весной выше, чем осенью или зимой. Таким образом, наибольшая интенсивность сексуального поведения жеребцов совпадает с сезоном размножения у кобыл. Имея возможность, жеребец может совершать до 9 копуляций в день, затем наступает пресыщение. Исследователи выявили[19], что насыщение на весь оставшийся день наступает у жеребцов после совершения от 1 до 10 эякуляций; средний показатель составляет 2,9.

Один жеребец на свободе, согласно данным исследований, делал попытки совершить половой акт 10 раз в день, по 2 попытки с каждой из 5 кобыл в охо-

[13] Walton 1960, Waring и др. 1975.
[14] Kosiniak 1975.
[15] Tyler 1972.
[16] Picket и др. 1970.
[17] Feist 1971 & Tyler 1972.
[18] Tyler 1972.
[19] Bielanski & Wierzbowski 1962.



**Таблица 12.1. Сексуальные действия жеребцов.**

| Реакция | Молодые (среднее значение) | Взрослые (среднее значение) |
|---|---|---|
| Время от момента, когда жеребец увидел кобылу до наступления полной эрекции (с) | 163 | 119 |
| Время от момента, когда жеребец увидел кобылу до садки (с) | 206 | 101 |
| Время от момента, когда жеребец увидел кобылу до введения (с) | 415 | 211 |
| Интервал между введением и первым выбросом спермы (с) | | |
| Случка с кобылой | 11 | 13 |
| Искусственная вагина | – | 16 |
| Интервал от введения до момента, когда жеребец слезает с кобылы (с) | | |
| Случка с кобылой | – | 15 |
| Искусственная вагина | 28 | – |
| Интервал между эякуляцией и началом спуска с кобылы (с) | – | 8 |
| Количество садок на одну эякуляцию | | |
| Случка с кобылой | 5,7 | 1,4 |
| Искусственная вагина | – | 2,2 |
| Максимальное количество эякуляций | | |
| За 24 часа | – | 11 |
| За 2,5 часа | – | 9 |

Данные из Wierzbowski (1958; 1959), Nishikawa (1959), Bielanski (1960), Tyler (1969), and Pickett и др. (1970; 1976); адаптировано из Waring и др. (1975).

те[20]. Шесть из 10 копуляций были совершены успешно с 3 кобылами. Садки на двух других кобыл ни к чему не привели. Помимо того, этот жеребец игнорировал частые приставания двух 3-летних кобылок в течение того же 6-часового периода (10:20 – 16:15, начало апреля). Несмотря на то, что жеребцы могут крыть молодых кобыл в охоте, сексуальный интерес к ним обычно невелик.

Интервал между моментом, когда жеребец в первый раз увидел кобылу, и моментом садки, количество садок на одну эякуляцию и характеристики спермы жеребца изменяются сезонно. В одном эксперименте еженедельно собирали в течение 13 месяцев 2 эякулята с интервалом в 1 час от каждого из 5 жеребцов породы квотерхорс. Количество садок, необходимое для достижения первой эякуляции, не отличалось от количества для второй эякуляции, произошедшей спустя 1 час. Несмотря на это, осенью и зимой количество садок, необходимых для эякуляции, было существенно выше, чем весной и летом (см. рис. 12.2)[21].

[20] Tyler 1972
[21] Pickett и др. 1976

Интервал между моментом, когда жеребец впервые видел кобылу, и моментом копуляции тоже возрастал в осенне-зимний период. В более ранних исследованиях было выявлено, что интервал между введением в искусственную вагину и сходом жеребца с кобылы не зависит от сезона[22].

На сексуальное поведение жеребцов оказывают влияние возраст и опыт. Жеребчики в первые недели жизни предпринимают попытки сделать садку. Первую полную эрекцию можно наблюдать в возрасте 1 месяца; в 3 месяца это обычное явление. Молодые жеребчики редко демонстрируют полную эрекцию и движения тазом во время садок. Исключительный случай наблюдали в 1972 году, когда 2-летняя кобылка в охоте стала объектом внимания 3-месячного жеребенка[23]. Жеребенок обнюхивал и покусывал кобылку. Когда она расставила ноги и приподняла хвост, жеребчик с эрегированным пенисом сделал несколько движений тазом перед тем, как спуститься с нее. Такое поведение наблюдалось в течение часа. Поскольку жеребенок был слишком маленького роста, успешная копуляция была невозможна.

По мере развития (особенно начиная с 2-летнего возраста) жеребята начинают проявлять растущий интерес к кобылам в охоте. Они обнюхивают их, покусывают и пытаются сделать садку. Хотя молодые неопытные кобылы бывают вполне терпеливыми, взрослые кобылы редко позволяют жеребчикам сделать садку. Агрессивное поведение со стороны жеребцов и взрослых кобыл, как правило, мешает им совершить копуляцию, за исключением случаев, когда их внимание обращено на кобыл моложе 4 лет. Гаремные жеребцы обычно не проявляют интереса к таким молодым кобылам, даже если те заигрывают с ними во время охоты.

Для полного развития и созревания репродуктивной системы жеребца требуется несколько лет. До 24-месячного возраста жеребчики, как правило, имеют низкий уровень способности оплодотворять кобыл, несмотря на то, что сперматозоиды начинают вырабатываться с 12–16-месячного возраста[24]. В одном исследовании для определения наступления половой зрелости было использовано количество сперматозоидов в каждой эякуляции; был сделан вывод, что в среднем лишь к 83 неделе (в диапазоне от 56 до 97 недель) количество сперматозоидов у жеребчиков достигает 50 миллионов, из которых 10% и более являются подвижными[25].

Способность к оплодотворению обычно наступает в возрасте от 2 до 5 лет. Таким образом, даже без социального и внешнего замедления жеребчики начинают играть существенную роль в воспроизведении не ранее своего третьего лета жизни. Чтобы стать косячными жеребцами, им требуется дополнительное

[22] Pickett и др. 1970.
[23] Tyler 1972.
[24] Warnick 1965.
[25] Naden и др. 1990.



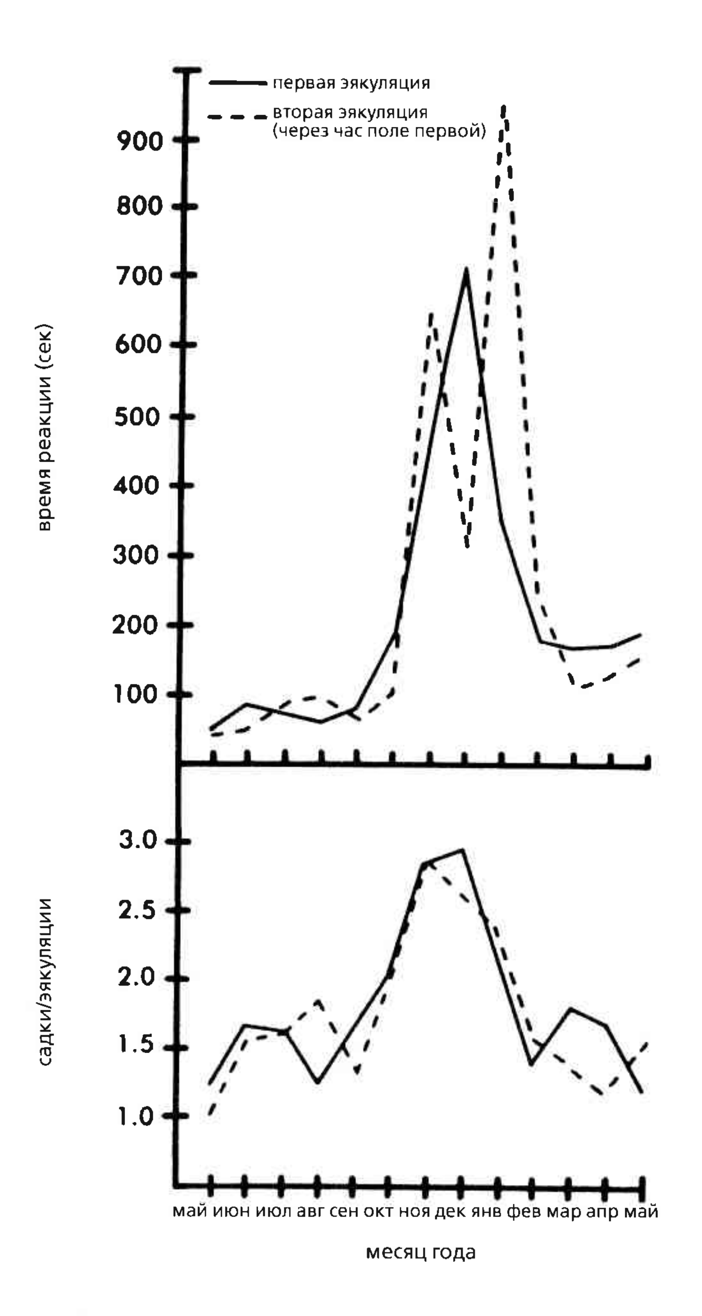



**Рис. 12.2.** Сезонные изменения во времени реакции на кобылу и количестве садок, необходимых для достижения первых двух эякуляций. Данные основаны на наблюдениях за жеребцами в Колорадо. Время реагирования оценивалось от момента первого визуального контакта жеребца с кобылой до начала копуляции. (Pickett и др. 1976)

время для социального и физического развития[26]. Только после этого жеребец может достичь высочайшего репродуктивного состояния.

Молодые жеребчики, даже обладая высоким либидо, не столь эффективны в размножении, как опытные жеребцы. Например, изучали латентный период эрекции и садки (интервал между моментом, когда жеребец впервые увидел кобылу, и временем достижения полной эрекции или попытки сделать садку)[27]. Выяснилось, что у взрослых жеребцов латентный период короче. Более того, средний латентный период садки оказался у более опытных жеребцов существенно меньше. Этот показатель составил 101 секунду по сравнению с 206 секундами у молодых жеребчиков. Жеребчикам не только требовалось больше времени, чтобы сделать садку, им также требовалось больше садок, чтобы достичь эякуляции.

С возрастом жеребцы не утрачивают сексуальности. Некоторые производители успешно используются для разведения в возрасте 20 лет и более. Несмотря на это, лошади старше 10 лет могут стать бесплодными. По либидо нельзя судить о способности жеребца к оплодотворению. Иногда плодовитые жеребцы не обладают ярко выраженным либидо, поскольку кобылы и случка ассоциируются у них с негативным опытом или полученной в таких условиях травмой.

Крывшие жеребцы могут сохранять интерес к кобылам и демонстрировать сексуальное поведение даже после кастрации. Существуют свидетельства того, что взрослые жеребцы сохраняли нормальное сексуальное влечение в течение 516 дней после кастрации[28]. Мерины, кастрированные в раннем возрасте, как правило, демонстрируют слабо выраженное сексуальное поведение. Несмотря на это, было установлено, что от 20 до 30% меринов, кастрированных до достижения 2-летнего возраста, демонстрируют жеребцовские сексуальные повадки и агрессию по отношению к другим лошадям[29].

Этот процент не сильно отличается от данных, полученных в ходе наблюдения за меринами, кастрированными в возрасте старше 3 лет. После кастрации у меринов постепенно снижаются либидо и способность к эякуляции, однако лечение тестостероном в течение 2 недель восстанавливает нормальное сексуальное поведение[30]. Лечение эстрадиолом восстановило либидо, но не оказало влияния на утраченную способность к эякуляции. Было обнаружено, что применение гонадолиберина (ГНДЛБ) не имело никакого выраженного действия на сексуальное поведение меринов[31].

Вопреки популярному мнению, нет никаких подтверждений того, что изменение поведения вследствие кастрации связано с присутствием эпидиди-

[26] Asa 1999.
[27] Wierzbowski 1959.
[28] Nishikawa 1954.
[29] Line и др. 1985.
[30] Thompson и др. 1980.
[31] McDonnell и др. 1989.



мальных тканей[32]. Согласно одному исследованию, уровень тестостерона и эстрогена у меринов, демонстрирующих сексуальный интерес к кобылам и агрессию по отношению к другим лошадям, равен показателям у меринов, не проявляющих жеребцового поведения[33].

В некоторых случаях восстановление сексуального поведения связано с неполной кастрацией. Например, стерилизация крипторхов представляет собой сложную операцию, в ходе которой зачастую удаляется лишь нижняя часть придатка яичка без полного удаления тестикулярной ткани[34]. Уровень вырабатываемого тестостерона остается высоким. Последующее удаление остатков яичка ведет к исчезновению проявления сексуального поведения.

## Стимулы, влияющие на сексуальное поведение жеребцов

Сначала кобылы привлекают жеребцов визуально. Особенно эффективной является поза для мочеиспускания с расставленными задними ногами и приподнятым хвостом. Частое мочеиспускание, сопровождающееся миганием вульвы, как и его увеличенная продолжительность, являются признаком эструса у кобылы. Во время «мигания», повторяющегося приблизительно каждую секунду, кобыла показывает слабоокрашенные слизистые клитора, которые обычно скрыты темными тканями половых губ.

На расстоянии нескольких метров «мигание» выглядит как яркая демонстрация светлого пятна на темном фоне.

Кобылы не издают звуков, чтобы привлечь внимание жеребцов, однако звук разбрызгивающейся мочи во время мочеиспускания кобылы, вероятно, привлекает их.

Некоторых кобыл жеребцы избегают, в то время как другие их привлекают. Влияющим фактором может быть окрас волосяного покрова. Наблюдали, как два жеребца, живущие на пастбище по соседству, выбирали в свой табун только кобыл буланой масти, тогда как третий гарем состоял из кобыл гнедой и красновато-рыжей мастей[35]. Другим влияющим фактором является возраст кобыл. Косячные жеребцы больше интересуются взрослыми зрелыми кобылами, чем молодыми. Если у жеребца есть выбор между кобылами в эструсе, он скорее предпочтет для копуляции доминантную кобылу[36].

После того как жеребец увидел кобылу, ему нужны дополнительные знаки, подтверждающие ее готовность. Визуальные стимулы продолжают воздей-

[32] Crowe и др. 1977.
[33] Voith 1976b.
[34] Trotter & Aanes 1981.
[35] Feist 1971.
[36] Asa и др. 1979.

ствовать на него. Кобылы в эструсе ведут себя более пассивно, они приподнимают хвост; кобылы не в эструсе отвечают жеребцу агрессивно, закладывают уши, кусаются и отбивают, а также издают пронзительные вопли. Жеребцы продолжают исследования, обнюхивая мочу и область гениталий кобыл. Молодые самцы мало реагируют на муляжи самок; только после того как муляж опрыскивали мочой кобылы в эструсе, у них начиналась эрекция, и они делали попытку сделать садку[37].

В дополнение к визуальной стимуляции жеребцы получают тактильные стимулы, обнюхивая и прикасаясь мордой и передними конечностями к кобылам. При этом они возбуждаются, у них усиливается эрекция. Подавляющие факторы, такие, как визуальная или акустическая угроза, резкие тактильные стимулы и, возможно, определенные запахи снижают проявление сексуального поведения жеребца. Возбуждение его спадает.

Сексуальная реакция жеребцов на различные визуальные и прочие стимулы может изменяться по мере обучения. Производители, у которых часто собирают сперму, могут начать возбуждаться от определенной обстановки, не связанной с кобылой или муляжом для садки. Если у жеребцов был негативный опыт, произошедший во время случки или садки, они в дальнейшем могут стараться избегать его повторения в сходной ситуации. Факторами, позитивно или негативно влияющими на сексуальное поведение жеребцов, являются место для случки, поведение кобылы, ее размер и масть, размер и форма муляжа, поведение человека, процедуры, предшествующие и сопровождающие сам процесс, животные, находящиеся поблизости, использующиеся аппараты. Часто изменение реакции жеребца зависит от ситуации. В непривычной обстановке реакция может сильно отличаться.

Было проведено исследование комплекса взаимодействия подкрепляющих и подавляющих стимулов, влияющих на сексуальное поведение жеребцов[38]. Жеребцам для садки был предложены муляж и корова. Пока муляж не был обрызган мочой кобылы в эструсе, он не вызывал сексуального интереса у молодых неопытных жеребчиков. Однако когда им закрыли глаза, 9% жеребчиков попытались сделать садку. Опытные производители продемонстрировали большую сексуальную активность без завязанных глаз – у них этот показатель составил 79%. С закрытыми глазами интенсивность реакции на муляж у опытных жеребцов снизилась (38%). Когда жеребцам предложили корову, притом что их глаза были закрыты, а на нос надели маску, пропитанную трихлорэтиленом, у всех 3 исследуемых жеребцов наблюдалась эрекция, и они сделали садку. Когда при следующем эксперименте у них были закрыты только глаза, некоторый интерес к корове возникал лишь при тактильном контакте. Все же

[37] Wierzbowski 1959
[38] Wierzbowski 1959



когда у жеребцов имелась возможность тактильного контакта или только ноздри были закрыты маской, они не проявляли сексуального интереса к корове.

После введения тактильные рецепторы, расположенные на поверхности пениса, реагируют на давление вагины, а также на тактильную стимуляцию, вызываемую от толчков тазом. Эрекция достигает максимума, и через несколько секунд начинается эякуляция.

Для успешного введения, разумеется, необходима эрекция; однако она не является обязательным условием эякуляции. Исследователи собирали с помощью искусственной вагины нормальное количество спермы хорошего качества от жеребцов-импотентов[39]. Жеребцы активно делали садку, совершали нормальные движения тазом, копуляция происходила за обычный период времени и заканчивалась эякуляцией, тогда как во многих случаях эрекции не наблюдалось.

Сбор спермы, как правило, осуществляется с помощью искусственной вагины, когда жеребец делает садку на муляж или возбуждающую его кобылу. Возможен сбор путем возбуждения жеребца вручную (характеристики эякулята в таком случае похожи на те, которые дает сбор с помощью искусственной вагины)[40]. Электроэякуляция применительно к жеребцам не обеспечивает успеха. По сравнению с крупным рогатым скотом эякуляторная реакция жеребцов не так сильно зависит от температуры. Однако для удлинения продолжительности жизни сперматозоидов и обеспечения комфорта жеребца рекомендуется устанавливать первоначальную температуру искусственной вагины в районе 44–48°С[41]. В другом эксперименте достигли успешного сбора спермы при начальной температуре 50–52°и дальнейшем ее поддержании на уровне 44,6±2,2°С[42].

## Аномальное сексуальное поведение жеребцов

Аномалии в сексуальном поведении жеребцов имеют широкий спектр проявлений, начиная от излишней агрессии и сильных укусов во время случки, заканчивая импотенцией и даже боязнью кобыл. Иногда аномалии обусловлены врожденной дисфункцией или патологией; однако во многих случаях они связаны с психогенными факторами. У жеребца может быть сильный подавляющий фактор, влияющий на сексуальную активность, появившийся вследствие физической или психологической травмы, полученной в прошлом. Если аномалии в сексуальном поведении вызваны процедурами, сопровождавшими случку, болью или негативным предшествующим опытом, имеется вероятность, что лошадь реабилитируется и придет в норму. Обычно в таких случаях не требуется медикаментозного лечения, достаточно терпеливого восстанов-

[39] Pickett и др. 1977
[40] McDonnel & Love 1990
[41] Pickett 1974
[42] Dowsett & Pattie 1980

ления[43]. Экспериментально было продемонстрировано, что сексуальная дисфункция может наступить в результате негативного опыта, а диазепам (производный от бензодиазепина транквилизатор) эффективно восстанавливает сексуальную функцию[44]. Было также обнаружено, что в непривычной обстановке эрекция у жеребцов возникает медленнее и не достигается полностью; однако диазепам блокирует негативные эффекты[45].

Импотенция у жеребцов, выражающаяся в неспособности к совершению успешной копуляции и достижению эякуляции, может проявляться следующим образом[46]:

– невозможность достичь или поддерживать эрекцию;

– неполное введение;

– недостаток толчков тазом после введения;

– спуск с кобылы до окончания эякуляции;

– отсутствие эякуляции после нескольких введений, сопровождающихся полной и продолжительной эрекцией;

– нормальное возбуждение и эякуляция, но, несмотря на высокое либидо, невозможность повторной эякуляции без продолжительного перерыва.

Не все разновидности импотенции можно диагностировать путем поверхностного наблюдения. Например, может произойти введение и, судя по изменениям в поведении, может казаться, что последовала эякуляция; однако, возможно, потребуется пальпация уретры во время коитуса, чтобы точно определить, что на самом деле эякуляция не происходит – у жеребца с историей неудач в репродуктивной сфере. У таких жеребцов бесплодие начинают подозревать задолго до возможности импотенции. Следовательно, важна правильная диагностика.

Диагностика и лечение жеребцов от импотенции может потребовать разнообразных тестов и процедур. Нужно оценить либидо, эрекцию, введение, толчки тазом и эякуляцию. Чтобы оценить качество и количество спермы, необходимо собрать ее с помощью искусственной вагины. Либидо и сексуальное поведение жеребца следует проверить на разных кобылах, находящихся в эструсе. Жеребцы могут проявлять интерес только к кобылам определенного размера или масти, или же демонстрировать влечение сезонно. Во время исследований нужно обращать внимание не только на быстроту и продолжительность эрекции, но и на другие проявления сексуального поведения жеребца. На него могут повлиять (усилить или подавить) присутствие жеребцов, других лошадей или хозяина или конюха. Некоторые жеребцы реагируют по-разному в разных ситуациях. Если жеребцы выказывают страх или ведут себя

[43] Pikett и др. 1977.
[44] McDonnell и др. 1985.
[45] McDonnell и др. 1986.
[46] Pikett и др. 1977.



агрессивно, вероятно, придется прибегнуть к помощи муляжа. Импотентных самцов нужно также исследовать на предмет мастурбации, поскольку она может стать причиной импотенции. Кроме того, нужно рассматривать здоровье жеребца в целом, условия его содержания, кормление, историю размножения и родословную.

Был составлен опросник, позволяющий диагностировать аномалии сексуального поведения жеребцов[47]:

1. Какова история жеребца как производителя?

2. Какая программа разведения использовалась ранее (свободное содержание на пастбище в табуне, случка с помощью человека, искусственная вагина)?

3. Нормально ли его либидо?

4. Каково было сексуальное поведение непосредственно перед проявлением аномалии?

5. Наблюдались ли случаи мастурбации? Если да, то принимались ли какие-то профилактические меры?

6. Сколько садок в среднем требуется для эякуляции?

7. Слезает ли жеребец с кобылы в начале эякуляции?

8. Есть ли у жеребца предпочтения (масть кобылы, стадия эструса и т.д.)?

9. Отказывается ли жеребец совокупляться с определенными кобылами?

10. Не испытывал ли он страха и не получал ли травмы во время заигрывания и спаривания, или при проявлении агрессивного сексуального поведения?

11. Нет ли припухлости мошонки?

12. Не испытывал ли жеребец боли или дискомфорта во время садки, копуляции, эякуляции и спуска с кобылы?

13. Страдал ли жеребец ламинитом или иной формой хромоты, которая могла бы помешать ему сделать успешную садку?

14. Не переносил ли он операций, недавних заболеваний, не наблюдалось ли странностей в его поведении?

15. Применялись ли какие-либо лекарства?

16. Как часто жеребец был производителем в 2- и 3-летнем возрасте, как часто использовался в текущем сезоне или в том сезоне, когда у него начались проблемы?

17. Какие дисциплинарные методы применялись и когда?

Подавленное сексуальное поведение жеребца может потребовать дополнительной работы вплоть до изменения окружающих условий, таких как смена владельца, места случки и методологии. Например, был сделан отчет о том, что отказ жеребца ухаживать за кобылами в первую послеродовую охоту был преодолен с помощью натирания кобылы свежим навозом жеребца[48]. В после-

[47] Pikett 1977
[48] Veeckman 1979

дующий эструс жеребец как обычно уделял внимание кобылам. Иногда неправильное применение искусственной вагины подавляет сексуальное поведение жеребца, в то время как опытный специалист без труда сможет собрать сперму у того же самого коня.

Проблема с достижением и поддержанием эрекции может быть связана с либидо. Этой дисфункцией страдают жеребцы как с высоким либидо, так и с недостаточным. Прошлый опыт, в ходе которого производители получали тяжелую травму гениталий, тоже может обусловить подобное сексуальное расстройство. Описывали подобные случаи[49]. Наблюдали жеребца, у которого 3 года назад случился паралич пениса из-за применения транквилизаторов. Жеребец проявлял интерес к кобылам в охоте и пытался сделать садку, после чего сразу наступала эякуляция. Пенис при этом был не эрегирован и проникал на глубину не более 15–20 см. У другого жеребца, которому кобыла во время ухаживания отбила по пенису, тоже отсутствовала эрекция. При этом он успешно делал садку и толчки тазом. Однако в этом случае для достижения эякуляции потребовался терапевтический массаж. Пенис при этом оставался вялым.

Лечение гидрохлоридом имизина может увеличить сексуальное возбуждение взрослых жеребцов. Подобное лечение применялось к 5 жеребцам, из которых двое были нормальные кроющие производители, один молодой неопытный жеребчик, давно кастрированный мерин и 5-летний жеребец, страдающий сексуальным расстройством эрекции и эякуляции[50]. Лекарство давали орально и внутривенно. Результаты оказались одинаковыми у всех 5 лошадей. Через 10 минут наступала полная эрекция, в результате чего лошади начинали мастурбировать. Эрекция и мастурбация продолжались попеременно в течение от 1 до 2 часов; у двух жеребцов во время мастурбации произошла эякуляция. Факторы окружающей среды, такие как приближение конюха, временно прерывали сексуальную активность.

У кроющих производителей мастурбация считается порочным поведением и подвергается лечению. Частая мастурбация может привести к снижению либидо и отказу жеребца делать садку на кобыл. Жеребцы, привыкшие к процессу случки, обычно не подвержены мастурбации с достаточной частотой для снижения либидо[51]. Для предотвращения мастурбации часто пользуются специальным приспособлением (жеребцовое кольцо). Оно эффективно, если правильно надето и подогнано. Кольцо необходимо снимать для случки. Это кольцо, часто сделанное из пластика, надевают на расслабленный член так, чтобы оно оказалось на расстоянии 3 см до головки. Если надеть его правильно, оно не станет препятствовать мочеиспусканию, но будет доставлять дискомфорт в

[49] Pickett и др. 1977.
[50] McDonnell и др. 1987.
[51] Pickett 1974.



случае эрекции. Иногда помимо кольца применяются другие приспособления, такие как ограничительные сетки, надеваемые вокруг головки, или щетка из проволоки, прикрепляемая к животу, которые раздражают пенис, когда жеребец пытается достичь полной эрекции или мастурбировать.

Неполное введение или недостаточные толчки тазом после введения могут быть вызваны слабым либидо, травмой или болью, испытанной производителем во время предыдущих случек. Иногда негативное воздействие может оказать ламинит или длительная хромота. Чрезмерное использование в размножении жеребчиков 2- и 3-летнего возраста бывает причиной такой проблемы[52]. Было сделано предположение, что неполное введение и недостаточность фрикционных движений могут быть обусловлены наследственностью[53].

Если жеребец слезает кобылы в начале эякуляции, такое поведение может быть связано с прошлой травмой во время копуляции. Наблюдали за одним жеребцом, у которого была серьезная травма плеча – во время ухаживания по нему отбила другая кобыла[54]. Хотя жеребец сохранил хорошее либидо и возбуждался при виде кобыл в эструсе, от которых его отделял забор, он оставался безразличен к ним при непосредственном контакте, без защиты. После того как он постепенно доверился кобыле, ему удалось даже сделать садку, но он слез с нее в самом начале эякуляции. Для того чтобы его сексуальное поведение пришло в норму, потребовалось несколько недель.

Отсутствие эякуляции при полной эрекции и энергичном введении иногда связано с органическими и психогенными факторами. Возможна травма в прошлом, как во время копуляции, так и при искусственном сборе спермы. У шестерых жеребцов наблюдалось нарушение эякуляции при изменениях, произошедших в их окружающей среде (включая количество обслуживаемых кобыл), которое пришлось лечить медикаментозно[55]. Двое жеребцов быстро восстановились самостоятельно; одному производителю потребовалось неоднократно вводить дозу пилокарпина. Другого лечили эфедрином.

Некоторые жеребцы периодически демонстрируют нормальное сексуальное поведение, но не достигают эякуляции, несмотря на то, что их либидо остается высоким. Такая аномалия наблюдалась у некоторых бельгийских жеребцов, особенно в пик случного сезона[56]. Отдых от случек в течение нескольких дней, как правило, восстанавливает потенцию, но проблема может повториться, если не пересмотреть распорядок случек. В таком случае жеребцам приходится делать все большее количество садок, чтобы достичь эякуляции.

[52] Pickett и др. 1977
[53] Hafez и др. 1962
[54] Pickett и др. 1977
[55] Rasbech 1975
[56] Vandeplassche 1955




**Таблица 12.3.** Взаимосвязь факторов (поведенческих, физиологических и окружающей среды) и нарушения эякуляции. (Rasbech 1975)



Реальная причина проблемы не всегда очевидна. Это может быть связано с дискомфортом во время копуляции или ненадлежащим уходом и сопутствующими процедурами.

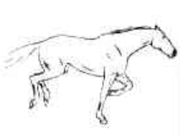
Агрессия является еще одним типом сексуального отклонения. Она может быть вызвана фрустрацией у жеребцов, у которых, несмотря на высокое либидо, не было эякуляции или копуляция была несколько раз прервана. Было обнаружено, что когда весной после зимы, проведенной на конюшне, в Нью Форест выпускают жеребцов на пастбище, они пытаются сделать садку даже на кобыл вне эструса[57]. Жеребцы вели себя все более агрессивно, в некоторых случаях атаковали молодых кобыл и могли даже насмерть забить молодняк. Жеребцы, которые интенсивно совокупляются, но не достигают эякуляции, могут стать агрессивными. Один старый жеребец мог ударить и укусить кобылу после копуляции, не закончившейся эякуляцией[58]. Подобное поведение демонстрировалось и в отношении муляжа. Жеребец вел себя все хуже, пока однажды атаковал так яростно, что опрокинул муляж. Когда ему сразу после инцидента предоставили манекен, он осторожно сделал садку и у него произошло семяизвержение в искусственную вагину. В течение следующих двух недель жеребец вел себя нормально по отношению к муляжу, и копуляция сопровождалась эякуляцией. Постепенно он пришел в норму и вернулся к владельцу, где стал крыть кобыл.

Вне сезона размножения наблюдаемые жеребцы проявляли больше агрессии до и во время совокупления[59]. У этих жеребцов изменение количества садок, необходимых для достижения эякуляции, тоже носило ярко выраженный сезонный характер.

Помимо неразумного чрезмерного использования производителей или сбора семени осенью и зимой, было определено еще несколько методов, которые потенциально могут привести к сексуальным расстройствам[60]. К ним относятся: чрезмерное использование жеребцов в возрасте 2–3 лет; необоснованно жестокое обращение с ними во время случки и препятствование проявлению ими агрессивного поведения; изоляция производителей от других лошадей вне сезона размножения; чрезмерное использование жеребца в качестве пробника; попытки силой заставить жеребца покрыть кобылу, невзирая на его сопротивление. Молодые жеребцы особенно чувствительны к опытам раннего размножения. Рекомендуется надевать на кобыл случную шлею, чтобы предотвратить травмирование жеребца, и вводить молодых жеребцов в разведение постепенно, в течение нескольких недель[61].

[57] Tyler 1972
[58] Pickett и др. 1977
[59] Pickett и др. 1977
[60] Pickett 1974
[61] Pickett и др. 1977

# 13 Сексуальное поведение кобыл



Репродуктивная фаза в жизни кобылы начинается с наступления половой зрелости и продолжается до глубокой старости. Химические посредники, выделяемые в кровь эндокринными железами или специальными нейронами, участвуют в контроле над репродуктивной физиологией кобыл. Гонадотропин, гормон, вырабатываемый гипоталамусом, является одним из таких веществ; он запускает выработку во внешних слизистых фолликулостимулирующего (ФСГ) и лютенизирующего (ЛГ) гормонов. В яичниках под воздействием ЛГ вырабатываются эстрогены, а ФСГ обеспечивает созревание фолликулов. Эти и другие вещества влияют на приливно-отливные характеристики репродуктивного цикла кобылы, частично регулируемых бесконечно замкнутой цепью.

У молодых кобылок первая охота наступает в период от 8 до 24 месяцев. Обычно это считается признаком половой зрелости. В конюшенных условиях при хорошем питании кобылки созревают к 12 месяцам[1]. Было обнаружено, что лесные лошади в Польше достигают половой зрелости и беременеют к 12–16 месяцам[2]. Однако в природе большинство кобыл приходят в охоту на третью весну/лето. Косячные жеребцы, как правило, игнорируют заигрывания молодых кобылок. Кобылки имеют сексуальные контакты с жеребчиками, но зачатие происходит редко. Согласно одному исследованию, лишь одна кобыла из 107 (0,9%) родила в возрасте 2 лет и только 14 из 104 (13,5%) в 3 года[3].

Кобылки, получающие хорошее питание, размножаются раньше. Исследовались кобылки, живущие при различных условиях. Все трое кобыл из живущих на обильном выпасе, принесли жеребят в возрасте 2 года[4]. Одна из 6 кобыл, получающих средний по качеству рацион, ожеребилась в 2 года, и ни одна из кобыл, питающихся скудно, не принесла жеребят ранее 3-летнего возраста.

Период размножения и выжеребки, как правило, приурочен к времени года, когда выпас обилен, а климат благоприятствует успешному вынашиванию, лактации и выживанию жеребенка. Следуя естественному распорядку, большинство жеребят рождается весной после 11 месяцев вынашивания.

[1] Ginther 1979.
[2] Jaworowska 1981.
[3] Tyler 1972.
[4] Berger 1986.



## Модели поведения кобыл

Лошади – животные с сезонным полиэструсом. Весной и летом кобылы периодически демонстрируют периоды диэструса (сексуального покоя) и эструса, затем осенью и зимой следует длительный период анэструса (во время которого репродуктивная физиология находится в покое). В сезон размножения период эструса повторяется приблизительно каждые 3 недели и длится 5–6 дней. Период диэструса продолжается около 15 дней[5]. Овуляция, как правило, происходит менее чем за 48 часов до окончания эструса.

Характеристики и продолжительность циклов варьируются как сезонно, так и индивидуально у каждой кобылы (см. рис. 13.1 и табл. 13.1).

Некоторые кобылы, за которыми осуществляется надлежащий уход, приходят в охоту круглый год; но овуляция при этом может происходить только во время сезона размножения. Был сделан вывод, что репродуктивный сезон более четко делится на овуляторный и неовуляторный у кобыл пони, чем у кобыл лошадей[6]. Во время беременности у кобыл иногда наступает эструс, но это не является нормой; в одном исследовании не было обнаружено ни проявления охоты, ни введения ни у одной из 12 исследуемых жеребых кобыл[7]. После родов овуляция может произойти через 4–18 дней. Сексуальная восприимчивость кобылы в этот период, т.н. первая охота или «foal heat», начинается в среднем через 8 дней после выжеребки[8]. Лошади на свободе могут начать заигрывать с жеребыми через несколько часов после родов. Концентрация в слизистых ЛГ сразу после выжеребки невысока, но быстро нарастает в течение нескольких недель; существенное изменение концентрации ЛГ позволяет кобылам входить в охоту и овулировать быстрее, чем любым другим сельскохозяйственным животным[9].

Во время диэструса и анэструса кобыла невосприимчива к сексуальным приглашениям жеребца. По мере его приближения она закладывает уши, демонстрирует беспокойство, размахивает хвостом (см. табл. 13.2). Кобыла избегает жеребца и уходит от него прочь. Если же ей внезапно приходится вступать с ним в контакт, она кричит и угрожает как укусами, так и пинками. Если жеребец не прекращает домогательств, кобыла от угроз переходит к действиям и контактно атакует его.

Когда кобыла в эструсе, она ведет себя в присутствии жеребца сравнительно послушно, позволяя ему обнюхивать, покусывать и прикасаться

[5] Hughes и др. 1972b.
[6] Ginther 1979.
[7] Asa и др. 1983.
[8] Matthews и др. 1967.
[9] Harrison и др. 1990.

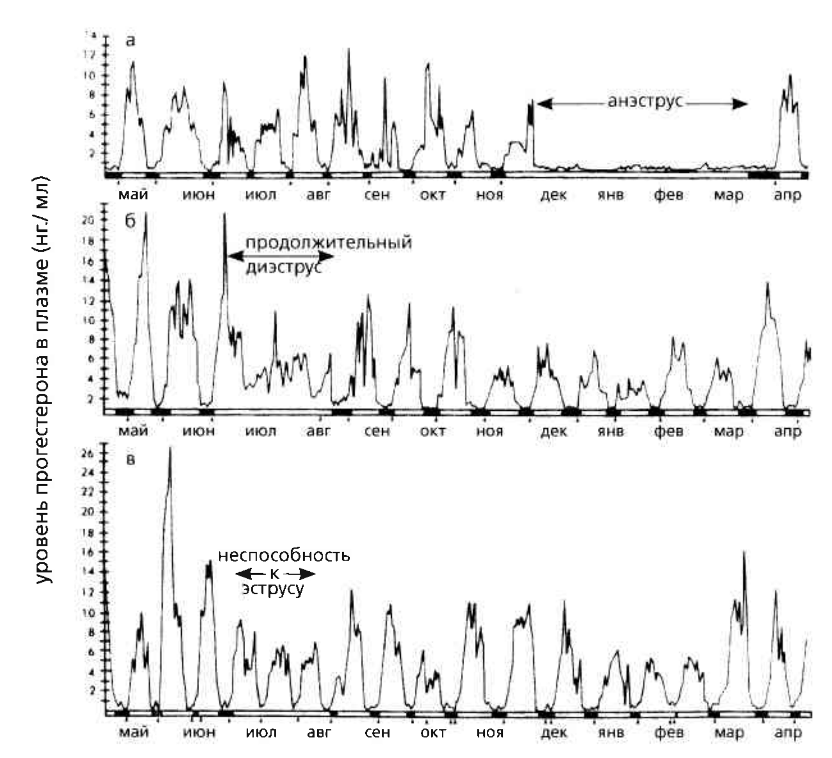



**Рис. 13.1.** Вариации репродуктивного цикла у кобыл. Исследуемые параметры: уровень прогестерона в плазме крови (вертикальная шкала), период эструса (темные полоски) и овуляция (стрелки). График (а) – типичный годовой цикл с анэструсом; график (б) – периодический эструс в течение года, с периодическими продолжительными фазами диэструса; график (в) – циклы с нерегулярной овуляцией и периодическим сбоем эструса.
(Hughes и др. 1972a; Rossdale and Ricketts 1974; Stabenfeldt и др. 1975)

к себе. Неожиданно она может взвизгнуть и начать копать ногой в воздухе, затем развернуть голову и прикоснуться к морде жеребца. Кобылы в охоте могут демонстрировать повышенное беспокойство и преувеличенную активность. Они часто мочатся, выделяя небольшое количество мочи. Наблюдалось, как максимальное количество мочеиспусканий в час достигло 21 раза (в присутствии жеребца)[10]. Кобылы мочатся в специфичной позе, отставив задние ноги, приподняв и отведя хвост немного в бок. В эструсе они сохраняют эту позу и по окончании мочеиспускания (см. рис. 13.2).

Приняв позу мочеиспускания, кобылы могут присесть, опустив таз. В такой позе часто наблюдается мигание (выворот вульвы с демонстрацией клитора) (рис. 13.3). В 1970 году Фрэзер суммировал наблюдения за уха-

[10] Asa и др. 1979



**Таблица 13.1. Характеристики кобыл в сезон размножения и вне сезона размножения.**
(на примере 14 кобыл в возрасте от 4 до 15 лет). (Ginther 1974)

| Характеристика | Значение ± | Разброс |
|---|---|---|
| Сезон размножения | | |
| Продолжительность (дни) | 152±50 | 78–288 |
| Кол-во овуляций/на кобылу | | |
| Общее | 7,2±2 | 5–10 |
| Связанное с эструсом | 6,8±2,4 | 4–10 |
| В покое | 0,4 | 0–1 |
| Двойная | 0,1 | 0–1 |
| Количество разбитых периодов эструса/на кобылу | 0,9 | 0–2 |
| Кол-во периодов эструса без овуляции/на кобылу | 0,1 | 0–1 |
| Продолжительность эструса (дни) | 7,1±4,2 | 1–26 |
| Продолжительность диэструса (дни) | 16,3±2,9 | 11–25 |
| Интервал между овуляциями (дни) | 23,3±3,1 | 17–33 |
| Период анэструса | | |
| Продолжительность (дни) | 214±50 | 138–288 |
| Внесезонный эструс | | |
| Кол-во периодов/на кобылу | 7,1±6,6 | 0–19 |
| Кол-во дней в каждом периоде | 2,3±2,5 | 1–14 |
| Кол-во дней на кобылу | 16,6±17,4 | 0–43 |

живанием у лошадей и разбил их на 4 прекоитальных фазы: приветствие с контактом носами; активный обмен тактильными и голосовыми сигналами между жеребцом и кобылой; демонстрация кобылой охоты; ее покорность.

В период эструса гениталии кобылы изменяются. Вульва может удлиниться, половые губы припухают. Выделения из влагалища становятся все более обильными и менее вязкими. Кровеносные сосуды внутренних тканей и органов расширяются, вследствие чего слизистые окрашиваются в красный цвет. Далее шейка матки, которая вначале плотно сжата, начинает приоткрываться и полностью расслабляется на пике эструса.

Максимальная концентрация в плазме крови гормонов эстрадиола, андростендиона и ЛГ наблюдается в момент овуляции или незадолго до нее (см. табл. 13.3).

Уровень прогестерона в плазме крове быстро падает накануне эструса и остается на низком уровне до наступления диэструса[11]. На механизм наступления эструса и диэструса влияют уровни и взаимодействие между собой как

[11] Noden и др. 1975

**Таблица 13.2. Частота проявления определенных типов поведения у кобыл в эструсе и вне эструса при использовании жеребца-пробника.*** (Ginther 1979)

| **Поведение**** | **Процент в эструсе***** | **Процент вне эструса** |
|---|---|---|
| Приподнятый хвост | 97,9 | 12,2 |
| Мочеиспускание | 53,9 | 7,0 |
| Мигание | 87,1 | 10,2 |
| Спокойствие | 89,0 | 7,4 |
| Обнюхивание жеребца | 12,9 | 5,1 |
| Характерная поза | 72,3 | 1,8 |
| Отбивание | 10,8 | 54,5 |
| Укусы | 3,2 | 34,2 |
| Закладывание ушей | 17,2 | 85,4 |
| Взмахи хвостом | 10,5 | 82,3 |
| Уход | 20,1 | 93,4 |
| Тряска головой | 2,4 | 17,9 |
| Копание | 2,9 | 27,6 |
| Поднятие передов | 0,9 | 7,8 |
| Поднятие задов | 10,3 | 40,2 |
| Голосовая реакция | 34,5 | 65,7 |
| Фырканье | 0,9 | 7,8 |
| Визг | 33,6 | 52,6 |
| Поведение во время садки | | |
| Стоит с приподнятым хвостом | 100,0 | 1,6 |
| Стоит с опущенным хвостом | – | 7,2 |
| Не стоит спокойно | – | 42,6 |

*На основе наблюдения за 20 кобылами, количество детерминаций в эструсе – 581, и вне эструса – 2181)

**Жеребцу-пробнику позволялось сделать садку.

***Показателем эструса являлась твердая стойка кобылы с поднятым хвостом во время садки, плюс один или более из следующих показателей: (а) мигание клитором во время ухаживаний жеребца, (б) мочеиспускание перед жеребцом, (в) поднятие хвоста перед садкой или после спускания жеребца.

минимум нескольких из этих гормонов. Эструс можно усилить с помощью эстрадиола и подавить комбинацией прогестерона с эстрадиолом либо одним прогестероном[12]. Когда затягивается созревание желтого тела, задерживается эструс, но не вызревание фолликула и овуляция[13].

Поскольку у стерилизованных кобыл с удаленными яичниками, как и у кобыл вне сезона овуляции, часто наступает эструс и они имеют сексуальный контакт, и поскольку в ходе экспериментов было выявлено, что разрушение желтого тела сокращает диэструс, накопленные данные позволили сделать предположение, что прогестерон может частично подавлять сексуальное поведение[14], а надпочечные корковые мужские половые гормоны и/или эстрадиол усиливает либидо у кобыл[15].

[12] Ginther 1979
[13] Stabenfeldt и др. 1975
[14] Asa и др. 1980
[15] Asa 1986



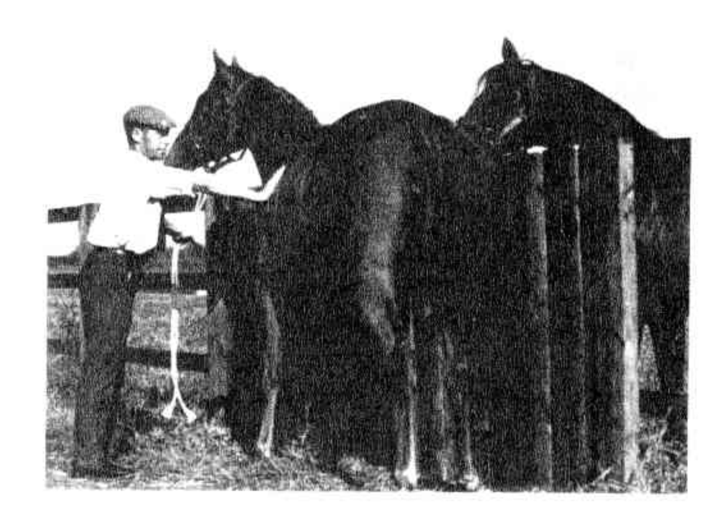


**Рис. 13.2.** Кобыла демонстрирует позу готовности и поднятый хвост, что типично для поведения в эструсе. (Фото © P.D. Rossdale)

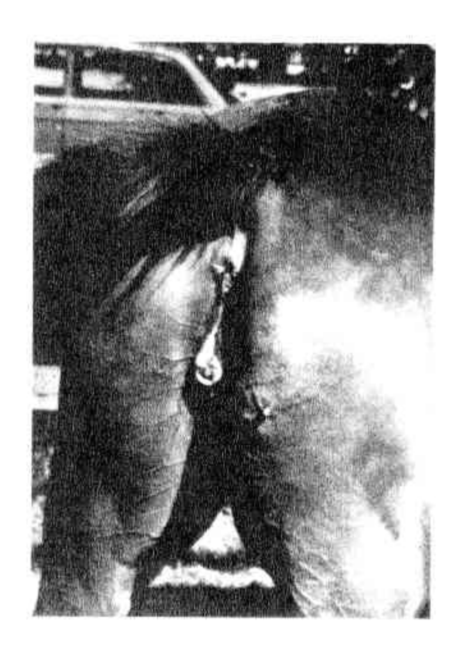


**Рис. 13.3.** Выворачивание вульвы и клитора у кобылы в эструсе, демонстрирующей «мигание». (Фото © P.D. Rossdale)

**Таблица 13.3 Средняя концентрация гормонов в плазме крови во время цикла эструса (данные по 6 кобылам).** (Noden и др. 1975)

| Стадия цикла | Прогестерон нг/мл | ЛГ нг/мл | Эстрадиол пг/мл | Эстрон пг/мл | Андростенодион пг/мл |
|---|---|---|---|---|---|
| За 5 дней до эструса | 17,1±2,3 | 71±20 | 2,2±1,0 | 11,0±2,6 | 190±20 |
| За 2 дня до эструса | 5,3±2,0 | 102±11 | 5,6±0,6 | 9,2±0,9 | 180±30 |
| Начало эструса | 0,7±0,2 | 323±78 | 7,1±1,6 | 9,7±0,8 | 180±30 |
| За 1 день до овуляции | 0,4±0,1 | 661±113 | 11,5±2,5 | 12,5±2,3 | 380±70 |
| Овуляция определена | 0,8±0,5 | 918±199 | 6,8±1,7 | 11,2±1,7 | 220±30 |
| Начало диэструса | 5,0±1,3 | 806±124 | 4,7±0,9 | 11,8±1,6 | 190±20 |
| Середина диэструса (7–9 дней после овуляции) | 13,6±2,2 | 123±35 | 4,3±0,7 | 10,0±1,1 | 210±40 |

На свободе кобылы часто становятся членами сравнительно стабильной группы женских особей с одним ухаживающим жеребцом. Когда жеребец не обращает внимания на кобылу в охоте, она может подойти к нему и даже начать заигрывать, принимая характерную позу. Если он продолжает ее игнорировать, она начнет пастись поблизости, периодически заигрывая с ним. Как правило, в результате происходит копуляция. Молодые кобылы в эструсе, которых гаремный жеребец обычно избегает, могут покинуть свою социальную группу в поисках других жеребцов. Иногда они присоединяются к соседу холостяку. Изредка кобыла в охоте делает садку на другую особь женского пола или сама становится объектом садки с ее стороны. Если в районе обитания лошадей мало жеребцов, взрослая кобыла может временно отправиться на поиски контакта с взрослым жеребцом в другую группу. Группы живущих на свободе иногда имеют более одного гаремного жеребца, но в таком случае кобылы подвергаются сексуальному насилию, условия их жизни ухудшаются, что негативно влияет на воспроизводство[16]. Таким образом, длительные стабильные взаимоотношения между жеребцом и кобылой имеют преимущества.

Не только жеребцы, но и кобылы проявляют разборчивость. Наблюдались 8 кобыл, которым позволили свободно общаться с жеребцами через ограду[17].

[16] Linklater и др. 1999.
[17] Pickerel и др. 1993.



Шесть участвовавших в эксперименте жеребцов разбивали на пары, составив разнообразных 30 комбинаций. Кобыл тестировали индивидуально, представляя им жеребцов парами; каждой было дано 30 попыток. В ходе опыта их ставили в отдельные денники и подводили к перегородке кобылу на 10 секунд. Сразу после этого ее отводили на расстояние 5,3 метра и выпускали (эксперимент проходился в закрытом паддоке). В течение последующих 125 секунд наблюдали за поведением кобылы. Только кобылы в эструсе выказывали какие-то предпочтения и проводили время на расстоянии одной длины корпуса от жеребца.

Четыре из исследуемых кобыл отдавали предпочтение какому-то одному жеребцу; 4 остальных почти одинаково интересовались двумя. Из 6 жеребцов двое не пользовались популярностью ни у одной из кобыл, тогда как один из жеребцов оказался привлекательным для 5. Была обнаружена позитивная корреляция между отдаваемым жеребцу предпочтением (средним количеством времени, проводимого кобылами с тем или иным жеребцом), и издаваемыми им звуковыми сигналами. Все кобылы в эструсе демонстрировали перед понравившимся жеребцом специфическое сексуальное поведение (кроме приседания).

Многие разводчики лошадей, чтобы определить степень готовности кобылы к спариванию, применяют на практике жеребца-«пробника». Как правило, для каждой кобылы ведут записи по стадиям цикла, поскольку индивидуальные изменения у конкретной кобылы обычно незначительны; таким способом можно выявить наступление овуляции с большой долей вероятности. Это очень удобный способ, но не у каждого заводчика имеется специальный жеребец «пробник». В попытках отыскать надежный, эффективный и недорогой способ определения эструса было проведено исследование, в ходе которого выясняли возможность применения акустических и тактильных стимулов в отсутствие жеребца-«пробника»[18]. Акустическое стимулирование заключалось в прокручивании записи призывного ржания жеребца в течение 2 минут на расстоянии 1–2 метра от кобыл. Тактильно кобылам стимулировали холку, бока и наружную область гениталий. Комбинация акустических и тактильных стимулов (боков и гениталий) дала лучшие результаты. Будучи в эструсе, кобылы стояли спокойно, приподнимали хвост, расставляли задние ноги. Во время диэструса они пытались отбить и визжали. Исследование, проведенное в 1991 году, показало, что акустическое стимулирование, в виде прокручивания записи ржания жеребцов, не помогло для определения эструса у 12 тестируемых кобыл[19].

Моча кобыл в охоте содержит пахучие вещества, которые усиливают интерес жеребцов. Они, как правило, исследуют мочу и область гениталий кобыл в эструсе. Жеребец, который еще недостаточно возбужден, чтобы сделать садку на кобылу, продолжает обнюхивать область ее гениталий и мочу на земле, затем

[18] Veeckman & Odberg 1978
[19] McCall 1991

обычно демонстрирует флемен. Сам по себе флемен не является свидетельством высокого сексуального интереса. Это лишь химическое исследование состояния кобылы. За флеменом не обязательно следует сексуальное возбуждение. Нет очевидных доказательств того, что у лошадей запахи служат мощным дистанционным аттрактантом. Наблюдения показали, что жеребца, находящегося на расстоянии от кобылы в охоте, в первую очередь привлекают визуальные сигналы, особенно длительно приподнятый хвост во время мочеиспускания и мигание.

В некоторых случаях, чтобы завоевать доверие кобылы и подготовить ее к копуляции, необходим взаимный груминг. Молодые неопытные кобылы во время первой охоты принимают специфическую позу, но, увидев приближение заинтересованного жеребца, могут испугаться. Робкая кобыла может отойти или начать демонстрировать щелканье (см. гл. 3 и 19). Наблюдали за тем, как взаимный груминг помогал преодолеть опасения таких кобыл[20]. За сеансом груминга следовала успешная копуляция. Был зафиксирован случай, когда взрослая кобыла в эструсе щелкала зубами при виде приближающегося к ней жеребца[21]. Вне эструса кобыла отважно прогоняла его и не выражала покорность щелканьем.

Во время копуляции рецептивные кобылы сохраняют спокойное положение с расставленными ногами для поддержания баланса. Уши, как правило, стоят торчком, глаза внимательны, рот закрыт или чуть приоткрыт. Шея находится на среднем уровне, не опущена, как у некоторых других лошадиных, и не поднята. Иногда кобыла слегка поворачивает голову назад, чтобы посмотреть на жеребца. Было выявлено, что кобылы поступают так чаще всего во время эякуляции[22].

После того как жеребец спустился на землю, в большинстве случаев первой отходит кобыла (приблизительно 60%[23]). Часто кобыла отдаляется всего на несколько метров. Вскоре она может вернуться к жеребцу, начать приподнимать хвост и мочиться. Однако жеребец не проявляет к ней сексуального интереса в течение многих минут. Он может исследовать грунт в том месте, где пролилась сперма. Кроме того, на пастбище присутствует много отвлекающих факторов. Вероятно, жеребец и кобыла разойдутся в разные стороны и примутся пастись.

## Интенсивность и продолжительность эструса

Интенсивность эструса различается у разных кобыл и варьируется индивидуально. Иногда эструс протекает по-разному у одной и той же кобылы. Рецептивность кобылы может достигать пика и идти на спад несколько раз в течение одного цикла или оставаться сравнительно постоянной. У каждой кобылы есть своя специфика, повторяющаяся от цикла к циклу. Дневной цикл сексуальной

[20] Tyler 1972.
[21] Woods & Houpt 1986.
[22] Asa и др. 1972.
[23] Tyler 1972.



восприимчивости не столь очевиден: копуляция может происходить в любое время дня и даже несколько раз в день. Кобылы бывают особенно чувствительными и заигрывают с жеребцами интенсивно за 1–3 дня до овуляции, которая в большинстве случаев происходит ночью[24] (эти данные не подтверждены)[25]. Несмотря на то что созревшие фолликулы могут прорваться в любой день цикла, овуляция, как правило, приходится на завершающий период эструса. Сексуальная восприимчивость после овуляции обычно снижается и полностью прекращается к моменту окончания периода эструса, за время от 12 до 72 (в среднем за 36 часов) до его конца[26]. Сексуальная восприимчивость обычно снижается после овуляции, пока не закончится эструс. Было обнаружено, что сексуальная рецептивность может начать уменьшаться даже до овуляции[27].

Продолжительность эструса не имеет четких временных рамок и варьируется в диапазоне от 5 до 15 дней. Были зафиксированы случаи охоты, длящейся от 1 до 50 дней[28]. Было установлено, что продолжительность эструса к лету снижается, тогда как увеличивается период диэструса[29]. В конце сезона размножения эти тенденции меняются местами. Таким образом, в середине лета эструс длится сравнительно недолго по сравнению с началом сезона размножения (см. рис. 13.4). Продолжительность диэструса изменяется в соответствии с длиной каждого цикла эструса; межовуляционный период в течение сезона размножения варьируется сравнительно мало.

Ветеринарные процедуры, такие как ректальная пальпация, могут повлиять на продолжительность эструса. Так, у кобыл, не подвергавшихся подобному исследованию, эструс длился дольше, чем у пальпированных[30]. Данных, подтверждавших влияние стресса после транспортировки в трейлере на сексуальное поведение, овуляцию и продолжительность эструса, получено не было[31].

У некоторых кобыл через несколько дней после наступления эструса пропадают все его признаки, но вскоре сексуальная восприимчивость возвращается. Этот феномен называется сплит эструс (расщепленный эструс). Частота наступления сплит эструса варьируется. Одно исследование показало[32], что период расщепленного эструса составил 4,9% от всех периодов эструса в целом 23, тогда как в ходе другого наблюдения этот показатель составил 12%[33].

Эструс может растянуться на несколько недель. Такое случается, как правило, в начале сезона размножения. Причиной считается плохое питание и физиологические нарушения.

[24] Studiencow 1953; Witherspoon & Talbot 1970.
[25] Ginther 1972.
[26] Ginther и др. 1972.
[27] Wallach 1978.
[28] Rossdale & Ricketts 1974.
[29] Trum 1950 & Ginther и др. 1972.
[30] Voss & Pickett 1975.
[31] Baucus и др. 1990b.
[32] Ginther 1972.
[33] Ginther 1974.

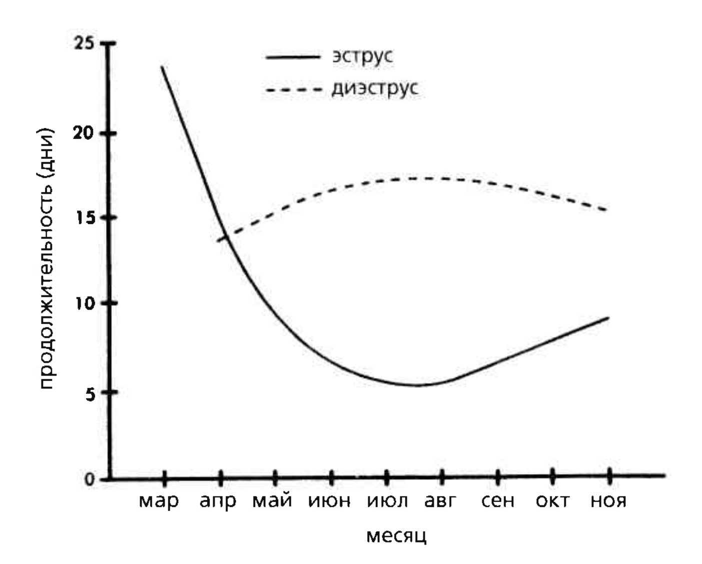



**Рис. 13.4.** Сезонные изменения продолжительности эструса и диэструса у кобыл в северном полушарии. (Ginther 1974)

Овуляция у кобыл может происходить вне эструса. Для некоторых животных – это типичное явление. Овуляция у них происходит через регулярные интервалы, но между ней и сексуальной восприимчивостью нет очевидной связи. Частота такого завуалированного или скрытого эструса равна приблизительно 7%. Причины этого явления неизвестны. Ясно только, что этот феномен связан с концентрацией циркулирующих гормонов. Морфологическое развитие фолликулов, скорее всего, не играет роли[34].

## Контроль над циклом эструса

Как и в случае с другими сельскохозяйственными животными, исследователи пытаются найти способы влиять на цикл размножения кобыл. Ставятся две основные цели:

– регулировать эструс и овуляцию, чтобы увеличить вероятность зачатия и снизить количество необходимых совокуплений;

– стимулировать размножение вне сезона.

Первая цель увеличивает эффективность размножения, вторая делает его более удобным для человека. У некоторых ассоциаций заводчиков возраст жеребенка отсчитывается от 1 января вне зависимости от того, в каком месяце он родился в действительности. Таким образом, чтобы получить жеребят,

[34] Ginther 1979



которые могут успешно принимать участие в соревнованиях или в шоу, проводящихся среди годовиков или 2–3-летнего молодняка, заводчики пытаются сделать так, чтобы зачатие происходило в феврале или начале марта – то есть в период, когда нормальная деятельность яичников и цикл овуляции могут еще не восстановиться.

Предпринимая любые попытки повлиять на цикл эструса, важно понимать, что получить выгоду можно, лишь стимулировав овуляцию, а не просто вызвав эструс (например, некоторые кобылы, у которых удалены яичники, демонстрируют эструс). Точно так же овуляция без эструса тоже неэффективна. Яйцеклетки, производимые яичниками кобыл вне эструса, вероятно, редко оказываются оплодотворенными. Следовательно, нужно ставить цель стимулировать как эструс, так и овуляцию.

### Внутриматочные соляные вливания (ВСВ)

Чтобы вызвать эструс, применяют технику внутриматочных соляных вливаний. Достичь успеха таким способом можно, только начиная с 4 дня диэструса. Вливания делают с 5 по 9 день диэструса, ускоряя наступление эструса и сокращая интеровуляторный промежуток[35]. У ацикличных кобыл с удлиненным диэструсом эструс может наступить спустя 3–9 дней после начала вливаний; однако вливания оказались неэффективными для сокращения сезонного анэструса[36].

ВСВ у кобыл в диэструсе вызывают преждевременное обратное развитие желтого тела возрастом 4–5 дней и старше[37]. Таким образом, после этих вливаний снижается уровень прогестерона в плазме крови.

### Манипуляции с продолжительностью светового дня

Еще одним успешным методом стимуляции эструса в зимний период является искусственное освещение. Регулируют соотношение темного и светлого времени суток (продолжительное освещение может отложить начало цикла у кобылы). Постепенно устанавливают и поддерживают 16-часовой световой день и 8-часовую ночь[38]. За два или более месяцев до наступления естественного сезона размножения постепенно или сразу усиливается мощность освещения (лампочки на 200 и 400 Вт)[39]. В таких условиях наступление сезона размножения ускоряется. Было проведено исследование 7 кобыл пони, в ходе которого они в зимние месяцы содержались в тепле и при дополнительном освещении[40]. Всю зиму кобылы входили в эструс, в двух случаях произошла овуляция. У 7 других кобыл (контрольная группа), которые получали тот же

[35] Arthur 1970; Ginther & Meckley 1972
[36] Arthur 1975
[37] Neely и др. 1975
[38] Watson 1998
[39] Burkhardt 1947; Nishikawa 1959; Loy 1967
[40] Sharp и др. 1975

рацион, содержались при той же температуре, но при естественном освещении, ни эструс, ни овуляция в зимние месяцы не наблюдались. Позднее было выдвинуто предположение, что в регулировании сезонной активности кобыл важную роль играет вечерняя фаза фоточувствительности[41]. Провели эксперимент, который показал, что дополнительное освещение в течение 2,5 часов после захода солнца привело к положительному результату, тогда как то же время воздействия дополнительного освещения до восхода было неэффективно[42].

## Гормональная терапия

Для регулирования эструса у кобыл применяют различные гормоны и сходные с ними химические вещества[43]. Исследования продолжаются и, вне всякого сомнения, будут обнаружены новые вещества, пригодные к использованию.

Человеческий хорионический гонадотропин (ЧХГ), похожий по химическому составу на лютеинизирующий гормон (ЛГ), уже в течение десятилетий используется для стимулирования овуляции у кобыл. Он эффективен при условии, что имеются достаточно зрелые (>2,5 см) фолликулы, в противном случае желтое тело образовывается (происходит лютеинизация) в незрелых фолликулах[44]. Введение ЧХГ на ранней стадии эструса не только вызывает овуляцию, но и сокращает эструс[45]. Внутривенные инъекции синтетического гонадотропного гормона тоже ускоряют овуляцию и сокращают продолжительность эструса[46].

Инъекция сыворотки жеребой кобылы, содержащей гонадотропин, не оказывает существенного влияния на созревание яйцеклеток[47].

Эструс можно вызвать инъекцией эстрогена (например, диэтилстибестрола); но его собственная эффективность варьируется. Если в яичниках кобылы присутствует зрелый фолликул, эстроген может вызвать овуляцию до проявления поведения, сопутствующего эструсу[48]. В ходе эксперимента кобыле подкожно ввели имплантант эстрадиола бензоата, (во время нормального периода анэструса)[49]. В результате в течение 2–4 дней наступил эструс; несмотря на это, через две недели снова начался анэструс, а у кобылы в поведении появились жеребцовские черты, которые исчезли после удаления имплантанта. Они заключались в драчливости и заигрывании с другими кобылами. Есть более поздние свидетельства появления мужеподобного поведения в результате инъекций стероидных анаболиков[50].

[41] Sharp & Seamans 1980.
[42] Sharp 1986.
[43] Gordon 1997.
[44] Rossdale & Ricketts 1974.
[45] Loy & Hudges 1966.
[46] Irvine и др. 1975.
[47] Rossdale & Ricketts 1974.
[48] Rossdale & Ricketts 1974.
[49] Azzie 1975.
[50] Schumacher и др. 1987.



Овуляцию и эструс можно прервать с помощью внутриполостных инъекций антисыворотки, содержащей антитела к гормонам, стимулирующим созревание фолликулов и ЛГ. Это бывает необходимо, если во время эструса проводится лечение[51]. Блокировка возможна и с помощью ежедневных внутримышечных инъекций прогестерона в дозе 100 мг или больше в середине цикла на лютеиновой фазе[52]. Доза в 50 мг предотвращает эструс, но не овуляцию. Ежедневные инъекции экзогенного прогестерона не могут ни остановить эструс, ни блокировать овуляцию, если начать их в первый день эструса.

Применение прогестерона с 5 по 16 день в течение 23-дневной терапии синтетическим гонадотропином вызывает у кобыл с нарушенным циклом эструс, сопровождающийся овуляцией через 24–38 дней после начала лечения в период позднего зимнего анэструса[53].

После родов ежедневные инъекции прогестерона отсрочивают наступление послеродового эструса и овуляции[54]. Обнаружено, что с увеличением этого интервала количество ЛГ (но не пролана А), вырабатываемого гипофизом, возрастает при лечении синтетическим гонадотропином[55].

Эструс, происходящий у стерилизованных кобыл, нне вызывается гормонами яичников. Источником влияющих стероидов в данном случае является корковое вещество надпочечников. К примеру, в ходе эксперимента стерилизованным кобылам вводили синтетический кортикостероид дексаметазон, который подавлял синтез стероидов в корковом веществе надпочечников[56]. Некоторым животным вводили вместе с дексаметазоном эстрадиол, если эффект от дексаметазона был отличным от действия гормонов надпочечников. Количество случаев наступления эструса и проявления сексуального поведения при терапии дексаметазоном существенно снижался.

Применение простагландина $F_2a$ подкожно на 6 день диэструса вызывает рассасывание желтого тела у нормальных во всех прочих аспектах кобыл, и через 3–4 дня лечения кобылы вновь приходят в охоту, сопровождающуюся овуляцией[57]. Одно исследование показало, что внутриматочная биопсия вызывает у кобыл тот же эффект, т.к. происходит стимуляция выработки простагландина[58]. В ходе эксперимента кобыле вводили аналог простагландина как внутримышечно, так и в виде раствора внутриматочно[59]. Эти процедуры тоже привели к регрессии желтого тела в возрасте до 4 дней и к наступлению эструса через 4 дня. Было сделано наблюдение, согласно которому введение внутриматочно раствора про-

[51] Pineda & Ginther 1972.
[52] Loy & Swan 1966.
[53] Hudges 1978.
[54] Loy и др. 1975.
[55] Harrison 1990.
[56] Asa 1980.
[57] Douglas & Ginther 1972.
[58] Hurtgen & Whitmore 1979.
[59] Allen & Rossdale 1973.

стагландина $F_2a$ вызывало у кобыл эструс в среднем через 2,2 дня[60]. Продолжительность эструса составляла в среднем 7,5 дней (на 2 дня дольше, чем контролируемые циклы). Таким образом, применение простагландина завершает лютеальную фазу цикла эструса и вызывает у кобыл эструс, сопровождающийся овуляцией.

## Другие процедуры

Имеются сообщения о других факторах, влияющих на эструс у кобыл, но они не были детально исследованы. Зафиксирован случай, когда у кобылы с расстроенным циклом стимуляция гениталий вызвала эструс[61]. Исследование влияния ректальной пальпации на репродуктивные характеристики кобыл показало, что у непальпированных кобыл эструс длится существенно дольше ($P < 0{,}05$)[62]. Более того, было обнаружено, что непальпированные кобылы во время сезона размножения беременеют чаще.

Питание и рацион тоже влияют на сексуальное поведение кобыл и овуляцию. Проводилось наблюдение за группой, состоящей из особей женского пола[63]. Семеро из них в конце зимы получали дополнительный корм, тогда как остальная часть группы питалась только на пастбище. В группе с усиленным питанием кобылы набрали вес, пришли в охоту, и у них произошла овуляция через 43 дня; две лошади из тех, которые не подкармливались, имели плохую кондицию и не пришли в охоту, у четырех наступил эструс без овуляции, две сохранили форму и пришли в охоту с овуляцией. Также было выявлено, что программа питания, предусматривающая однодневную голодовку, может сократить продолжительность эструса[64].

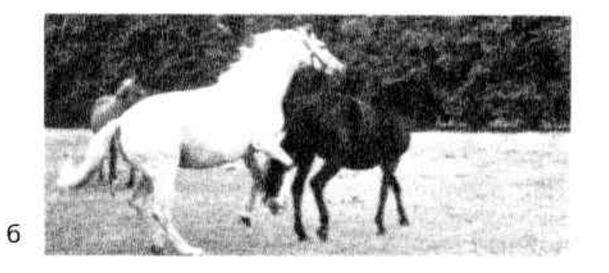
## Аномалии в сексуальном поведении кобыл

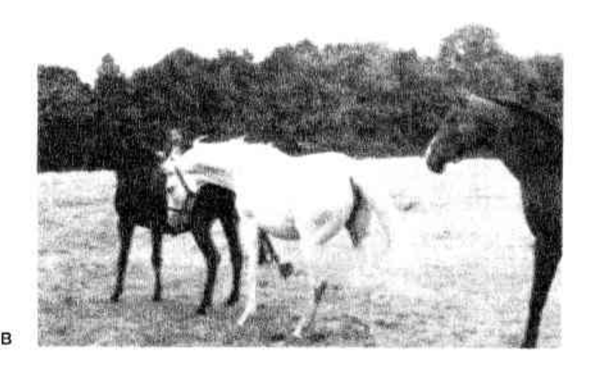
С весны по осень у кобыл обычно наступает эструс продолжительностью несколько дней с интервалом в 3 недели; значительные отклонения от этой цикличности считаются аномалией. Часто наблюдаются сплит эструс и продолжительный эструс. На пике сезона размножения эструс редко бывает продолжительным. Весной и летом эструс у некоторых кобыл может не иметь явно выраженного характера, но при этом их цикл будет сохраняться. Другие кобылы могут часто мочиться, принимать характерную для эструса позу, заигрывать с жеребцами, но при этом отказываться от садки. Такие атипичные явления могут быть связаны с нарушениями эндокринного баланса (например, наличием опухоли или непрерывно обновляющимися фолликулами), плохим

[60] Oxender и др. 1975
[61] Prahov 1959
[62] Voss & Pickett 1975
[63] Belonje & Van Niekerk 1975
[64] Mintschell & Pracholl 1960




а


б


в


г

**Рис 13.5.** Серая жеребая кобыла (3-месячная беременность) демонстрирует необычное поведение, заигрывает и пытается покрыть кобылу в эструсе. (Фото © P.D. Rossdale)

питанием, травмой и т.д. Кобылы с физиологическими патологиями, включая несбалансированность питания, могут страдать расстройством цикла; их сексуальное поведение изменяется. Некоторые кобылы с врожденными дефектами, например с ненормальным количеством половых хромосом, имеют недоразвитые репродуктивные органы и пониженный или нерегулярный эструс.

Иногда кобылы ведут себя, как жеребцы – приближаются к другим кобылам, изогнув шею, ржут и заигрывают с ними, пытаются делать садку на кобыл в эструсе и вне эструса (см. рис. 13.5)[65]. В отличие от крупного рогатого скота, такое поведение у лошадей является нетипичным. Отмечалось, что кобылы с подкожным имплантантом эстрадиола начинают вести себя подобно жеребцам после затухания эструса и наступления анэструса[66].

Был проведен эксперимент, в ходе которого кобылы, которым вводили инъекции андрогенов, повышали свой иерархический статус и начинали проявлять элементы жеребцового поведения (от попыток стабунивания и меток запахом до обнюхивания и исследования кобыл в эструсе и попыток сделать садку)[67].

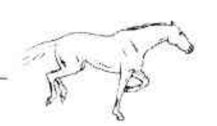
В 1985 году 3-летним кобылкам в течение года периодически делали инъекции анаболических стероидов[68]. В их поведении появились жеребцовые черты; после прекращения курса инъекций эти симптомы постепенно исчезли, хотя у некоторых кобыл они сохранялись до полугода. По сравнению с кобылами, не подвергавшимися инъекциям, меньше кобыл после применения стероидов приходили в охоту во время сезона размножения, а у кого эструс проявился, продолжительность его была короче. Наблюдались и другие эффекты, на основании которых исследователи пришли к выводу, что стероиды не следует применять для кобыл, которые предполагаются к размножению.

Жеребцовое поведение может быть вызвано опухолью – аденомой сети яичника (арренобластома), повышенным содержанием тестостерона в плазме крови или пониженной концентрацией эстрадиола[69]. Отмечено, что после хирургического удаления правого яичника с новообразованием поведение кобылы пришло в норму. Но не все подобные случаи объясняются новообразованиями; например, жеребая кобыла, продемонстрированная на фото (см. рис. 13.5), впоследствии благополучно ожеребилась, ее поведение нормализовалось[70]. Одну кобылу в эструсе, которая пыталась покрыть другую кобылу, игнорировал жеребец. В это время он пытался сделать садку на другую кобылу поблизости. Было сделано заключение, что в этом случае аномальное поведение животного было перенаправлением высокой невостребованной сексуальности[71].

[65] Stabenfeldt & Hughes 1977
[66] Azzie 1975
[67] Cougouille-Gauffreteau 1984
[68] Squires и др. 1985
[69] Fretz 1977
[70] Rossdale & Ricketts 1974
[71] Asa 1979



# 14 Материнское поведение



Как правило, заботу о жеребенке берет на себя его мать. Лишь изредка косячный жеребец, сестра, брат или чужая кобыла защищают новорожденного. В табунах бывают случаи, когда жеребцы оказывают помощь жеребенку, разлученному с матерью, остальные лошади в табуне (например, кобылы без жеребят) тоже могут защитить его[1]. В большинстве случаев мать держит жеребенка при себе и существенно ограничивает его контакты с другими лошадьми. Вскоре после родов во время периода повышенной восприимчивости, длящегося около двух часов, образ матери запечатлевается жеребенком, и в дальнейшем именно ее он ассоциирует с питанием и защитой.

## Дородовое поведение

Беременность у кобыл длится в среднем 11 месяцев. В исследовании, проведенном в Англии, велось наблюдение за 498 чистокровными кобылами[2]. Выявили, что у 95% кобыл беременность (отсчет велся от последней случки с жеребцом) длилась от 327 до 357 дней. В Южной Австралии было проведено аналогичное исследование 522 чистокровных кобыл (отсчет производился от овуляции до родов)[3]. Продолжительность жеребости варьировалась от 315 до 387 дней; 10 жеребят вынашивались свыше 12 месяцев. В среднем беременность длилась 342,3 дня.

В одном исследовании зафиксировали связь между размерами породы и продолжительностью вынашивания жеребенка[4]. У мелких пород беременность короче, чем у крупных. В целом, судя по данным из Нидерландов, средняя продолжительность жеребости составила 340 дней.

На этот показатель влияют такие факторы, как время года, питание, пол жеребенка и индивидуальные особенности кобылы. Например, кобылы, получа-

[1] Feist & McCullogh1975
[2] Rossdale 1967a
[3] Ropiha и др. 1969
[4] Hendrikse 1972

ющие хорошее питание, имеют тенденцию быстрее завершать беременность[5]. Жеребята, зачатые ранней весной, вынашиваются дольше тех, которые зачаты в конце весны или в начале лета[6]. Эта тенденция обусловлена не только фактором питания. Интересен тот факт, что кобылки рождаются на день-два раньше жеребчиков[7]. Продолжительность беременности не зависит от возраста кобыл, но было замечено, что матки в возрасте 6–11 лет приносят жеребят большего веса[8]. Хотя кобылы могут ожеребиться в любое время года, у лошадей, живущих на пастбище, жеребята рождаются чаще всего с середины по конец весны[9].

Во время беременности поведение кобылы почти не меняется. Небольшие изменения происходят лишь незадолго до родов. Поскольку происходит гормональная и физиологическая перестройка, могут также наблюдаться некоторые изменения в поведении, но это не было подтверждено документально.

Примерно за месяц до родов наблюдается припухание двух молочных желез. За несколько дней до родов из них может выделяться молочная секреция. По мере приближения выжеребки из увеличившихся сосков обычно начинает выделяться воскообразное вещество. Расслабление тазовых связок приводит к образованию углублений по обе стороны от крестца. За два дня до появления жеребенка на свет у кобылы удлиняются и припухают половые губы[10].

За 1–4 часа до родов кобыла начинает вести себя беспокойно, становится видно, что ей некомфортно. У нее может выступить пот на боках и груди. Она начинает искать укромное место. Если позволяют условия, кобыла может отделиться от своей социальной группы и уединиться, или дать группе уйти. Было замечено, что у живущих на свободе лошадей аппалуза кобылы удаляются от остальных лошадей на расстояние до 5 км, причем доминантные кобылы уходят дальше[11].

Наблюдения за пони в Нью Форест показали, что одни кобылы уединяются во время родов, другие жеребятся в присутствии годовиков или остальных членов табуна, а третьи делали это вблизи шумных дорог при посторонних зрителях[12]. Был сделан вывод, что молодые кобылы, рожающие впервые, меньше всего стремятся к изоляции от своей социальной группы[13]. С другой стороны, во время наблюдения, проводившегося за лошадьми в Красной Пустыне штата Вайоминг, не было найдено подтверждений тому, что лошади во время родов ищут уединения[14].

[5] Howell & Rollins 1951.
[6] Hintz и др. 1979.
[7] Ropiha и др. 1969.
[8] Campitelli и др. 1982.
[9] Feist 1971; Tyler 1972; Welsh 1975; Keiper 1975.
[10] Rossdale 1967a.
[11] Blakeslee 1974.
[12] Tyler 1972.
[13] Collery 1978.
[14] Boyd 1980.



Кобылы контролируют процесс родов и, если их потревожить, могут затянуть начальную стадию[15]. Фиксировать роды у лошадей на фото или видео затруднительно, поскольку кобылы реагируют на яркий свет и присутствие людей. Лошади стараются жеребиться в темное время суток или рано утром, когда существует меньше шансов, что их потревожат[16].

## Поведение во время родов

После того как кобыла нашла подходящее место для родов, становятся более очевидными знаки их приближения: кобыла беспокоится, потеет, кружит, копает. Эта начальная стадия может длиться от нескольких минут до нескольких часов. Разрыв хориоаллантоисной мембраны и истечение аллантоисной (околоплодной) жидкости характеризует второй этап родов. Разрыв, как правило, происходит, когда кобыла занимает позу для мочеиспускания и начинает хлестать себя хвостом по промежности. Перед тем как лечь, она с шумом выпускает аллантоисную жидкость. Некоторые кобылы вслед за этим обнюхивают место, на которое она пролилась, и делают флемен. Они могут начать лизать жидкость, свою шкуру или предметы поблизости, периодически издавая ржание[17].

Вскоре кобыла ложится, схватки становятся очевидными. При первом контакте задних ног с землей часто выделяется большое количество аллантоисной жидкости. Положение лежа на груди помогает кобыле делать потуги. Сокращения матки выталкивают жеребенка во влагалище. В норме жеребенок выходит мордой вперед. Его голова лежит между передних конечностей. Когда передние ноги и голова жеребенка появляется из вульвы, прикрытой амниотической мембраной, кобыла может встать и сменить положение. Некоторые кобылы несколько раз встают и ложатся, особенно если их потревожили[18].

Окончательное рождение жеребенка почти всегда происходит, когда кобыла ложится на бок и раздвигает ноги (рис. 14.1). В положении стоя рождение происходит редко. Ему предшествуют несколько выталкивающих потуг. Наблюдение за 5 кобылами показало, что между первым появлением амниона и полным рождением жеребенка было сделано от 60 до 100 потуг[19]. Часто во время потуг кобылы приподнимают свободную заднюю ногу. На появление головы и передних конечностей жеребенка уходит основная масса времени, затем сравнительно быстро выходит туловище вплоть до задних ног, которые продолжают оставаться во влагалище. С этого момента потуги ослабевают, и жеребенок считается родившимся[20].

[15] Koch 1951.
[16] Rossdale and Mahaffey 1958; Flade 1958; Zwolinski 1966; Rossdale and Short 1967; Tyler 1972; Campitelli и др. 1982; Ветрет 1986
[17] Wright 1943; Rossdale & Mahaffey 1958, Walser 1965; Rossdale 1967a.
[18] Rossdale & Ricketts 1974.
[19] Rossale & Mahaffey 1958
[20] Rossale & Mahaffey 1958



**Рис. 14.1.** Появление головы и передних ног жеребенка во время рождения. (Фото © P.D. Rossdale)

Интервал между моментом разрыва хорноаллантоисной мембраны и рождением задних ног жеребенка варьируется. В одном исследовании было обнаружено, что в среднем он составляет 18 минут (разброс от 5 до 43 минут) у рожавших кобыл, и 21 минуту (разброс от 5 до 43 минут) у кобыл, которые жеребятся впервые. Исследование 24 кобыл пони показало, что вторая стадия родов длится в среднем 12 минут (разброс от 4 до 25)[21].

Жеребенок рождается покрытым амниотической мембраной. Двигая ногами, он разрывает ее и начинает дышать. Обычно это происходит, когда жеребенок приподнимает голову, лежащую на передних ногах. Передняя часть тела высвобождается, когда он выскальзывает из мембраны (рис. 14.2).

В первый момент после рождения кобыла и жеребенок остаются сравнительно пассивными; мать продолжает лежать на боку, новорожденный чаще в положении на груди. Если кобылу не потревожить, она будет лежать еще несколько минут. Когда жеребенок начинает делать попытки вытащить задние ноги из влагалища и освободиться из мембраны, она может принять положение лежа на груди и повернуть к нему голову. Возможно, она будет обнюхивать жеребенка и тихо ржать.

Часто пуповина обрывается, когда жеребенок начинает самостоятельно отходить от матери или кобыла делает попытки встать (рис. 14.3). В ходе исследований отмечалось, что задержка на несколько минут обрыва пуповины позволяет жеребенку получить 1000–1500 мл плацентарно-эмбриональной крови, что физиологически благоприятно для него[22]. Скорый обрыв пуповины лишает жеребенка этой крови, которая остается в тканях последа. Поскольку

[21] Jeffcott 1972
[22] Rossdale & Mahaffey 1958





**Рис. 14.2.** Когда схватки у кобылы прекращаются, задние ноги жеребенка все еще находятся в ее влагалище, а пуповина остается в целости. (Фото © P.D. Rossdale)

кобыла как правило продолжает лежать, а жеребенок начинает ползти, пуповина обычно натягивается достаточно, чтобы оборваться приблизительно в 3 см от его живота. Таким образом, через несколько минут после того как схватки у кобылы прекращаются, жеребенку обычно удается освободить задние ноги, избавиться от покрывавшей его мембраны и оборвать пуповину.

## Послеродовое поведение

Когда жеребенок делает напряженные попытки встать на ноги, кобыла, как правило, поднимается, и начинается продолжительный период облизывания новорожденного, который может длиться до 30 минут. Кобыла с усилием неоднократно обрабатывает все тело жеребенка языком, и после того как этот процесс завершен, он редко повторяется с такой интенсивностью. Именно с этого первого контакта начинается крепкая социальная привязанность матери к жеребенку.

Велось наблюдение за лошадьми, живущими в условиях конюшенного содержания. 83% из 257 кобыл вставали через 16 минут после родов[23]. Присутствие посторонних побуждало кобыл вставать быстрее; несмотря на это, лишь 23% встали менее чем через 4 минуты после выжеребки.

С самого раннего срока кобыла начинает защищать новорожденного. При появлении незваного гостя она старается укрыть и увести жеребенка. Если он рождается вялым, мать может в нетерпении начать осторожно толкать его передними ногами. По мертворожденному жеребенку они могут копать ногой[24]. Однажды, проводя эксперимент по социализации жеребенка с человеком, мы начали ласкать новорожденного, который продолжал лежать. Обеспокоенная

[23] Rossdale 1967a
[24] Rossdale and Mahaffey 1958



**Рис. 14.3.** Жеребята обычно сами освобождаются от амниотической мембраны, но в данном случае кобыла встает сама вскоре после родов, вытягивая мембраны и разрывая пуповину. (Фото © P.D. Rossdale)

кобыла быстро стукнула его передней ногой, побуждая встать и удалиться от человека вслед за ней.

Когда внимание кобылы обращено не на жеребенка, она пощипывает сено или солому, обнюхивает и лижет предметы, облитые родовыми жидкостями. У нее отходит плацента. Изгнание последа составляет третью часть родового акта. Замечено, что в среднем процесс изгнания начинается в среднем через 43 минуты после родов[25]. Еще одно исследование показало, что изгнание последа оканчивается в среднем через 60 минут после появления жеребенка на свет[26]. К концу второго часа у большинства кобыл (86% в исследовании, проведенном в 1967 году) послед уже отошел. Но возможна его задержка на несколько часов. У одной кобылы пони, живущей на свободе, наблюдали 8-часовую задержку отхождения плаценты[27]. В 1943 году были зафиксированы аномальные задержки до 24 часов[28].

Изгнанию последа предшествует беспокойное поведение, свидетельствующее о том, что лошадь испытывает дискомфорт. Это выражается в том, что кобыла несколько раз ложится и валяется. Она может покрыться потом, оглядываться на свои бока, копать ногой грунт и стонать. В это время жеребенок часто встает на ноги. Когда кобыла ложится и валяется, новорожденный, как правило, возбужденно кружит или трогает мать ногой. На пике изгнания последа, когда кобыла прилагает большие усилия, она перестает обращать внимание на

[25] Campitelli и др. 1982.
[26] Rossdale & Picketts 1974.
[27] Tyler 1972.
[28] Wright 1943.



жеребенка. Отхождение плаценты часто происходит в положении лежа или сразу после того, как кобыла встает на ноги.

После изгнания последа и мембран кобыла успокаивается. Она обнюхивает послед и может потолкать его верхней губой, зачастую делая флемен. Обычно кобылы оставляют послед; крайне редки случаи, когда они съедали или пробовали послед на вкус[29]. Лошади не закапывают послед; в природе мать и дитя вскоре покидают место родов.

После того как жеребенок встал на ноги, некоторые кобылы помогают ему найти соски, заняв наиболее удобную позицию. В таких случаях жеребенок вскоре начинает успешно сосать молоко. Однако некоторые кобылы избегают прикосновений жеребенка к чувствительной области вымени. Они отворачиваются и уходят от новорожденного. В экстремальных случаях такие кобылы могут укусить или ударить его. Если жеребенок просовывает им голову под бок, они взвизгивают и отталкивают его коленом. Избегание может продолжаться часами; однако если жеребенок настойчив, ему, в конце концов, удается добраться до молока, и кобыла соглашается кормить. Иногда, после того как жеребенок начал сосать, кобыла демонстрирует умеренную агрессию (толкается, грозит укусить, щипается) или же просто уходит прочь, чтобы прекратить кормление.

Обычно кобыла допускает к вымени только собственного жеребенка. Она узнает своего ребенка по запаху, визуальным, акустическим и вкусовым сигналам. Способность распознавать своего детеныша и привязанность кобылы к новорожденному устанавливаются в первоначальный период облизывания и близкого контакта в течение нескольких часов после родов. В 1970 году был засвидетельствован тот факт, что только родная мать проявила интерес к жеребенку, которого изолировали от нее через несколько часов после рождения, выращивали искусственно и вернули в табун спустя несколько месяцев[30].

Усыновление жеребенка другой кобылой обычно затруднительно. Используется метод, при котором соединяют осиротевшего жеребенка и потерявшую своего новорожденного кобылу[31]. Жеребенка покрывают шкурой или амнионом умершего, затем дают кобыле обнюхать и исследовать детеныша. Сосание стимулируется человеком. Успешное принятие жеребенка кобылой в основном происходит в течение от 1 до 12 часов. Если в наличии нет шкуры или амниона умершего жеребенка, собственный запах приемыша можно замаскировать с помощью душистой мази, которой либо натирают жеребенка, либо намазывают ноздри кобылы[32].

Через несколько часов после родов кобыла уводит новорожденного с места выжеребки, и они присоединяются к своей социальной группе. Все же кобы-

[29] Virga & Houpt 2001
[30] Cox 1970
[31] Tyler 1972, Rossdale & Rickets 1974
[32] Rossdale & Rickets 1974

лы с новорожденными жеребятами имеют тенденцию держаться на некотором удалении от своих соплеменников[33]. Согласно одному наблюдению, соподчиненные кобылы быстрее присоединяются к табуну, чем доминантные[34]. Наблюдалось, что кобылы передвигались постепенно, периодически останавливаясь. Иногда остальные члены табуна сами подходят и исследуют новорожденного.

Кобылы редко с охотой позволяют другим лошадям и людям вступать в прямой контакт с новорожденным. Коротким ржанием они зовут жеребенка к себе или своим телом отталкивают его от табуна. Своих старших и чужих жеребят кобылы, как правило, отгоняют угрозами укусить, делая вид, что собираются ударить. Когда интересующийся слишком настаивает, кобыла может взбрыкнуть. Иногда другие лошади делают попытку принять жеребенка, особенно кобылы, которым вскоре предстоит жеребиться. Были отмечены попытки меринов усыновить чужих жеребят. Наблюдали за осиротевшим жеребенком, которого принял жеребец со своим гаремом из 5 кобыл[35].

Держась в отдалении со своим жеребенком, кобыла избегает прямых конфронтаций с доминантными индивидуумами своей социальной группы. Если жеребенок лежит, она с тихим ржанием поднимается первой и начинает подталкивать его носом, побуждая встать и вместе с ней удалиться от назревающего конфликта. На свободе подгруппа, состоящая из кобылы с новорожденным, является частью большой социальной группы лошадей. В первое время после родов кобыла с жеребенком постоянно держатся вместе, мать защищает свое дитя. Такая забота ослабевает лишь со временем.

Обычно кобылы в первую очередь готовы подпустить к жеребятам своих старших детей, близких компаньонов (например, партнеров по аллогрумингу) и людей, которым доверяют и которые ухаживают за ними. Но при появлении чужака они снова ведут себя настороженно. К 4 неделе после рождения жеребенка его социальные контакты с другими лошадьми – помимо матери – становятся все более многочисленными. Жеребята играют и занимаются взаимным грумингом со своими ровесниками[36].

При этом кобыла и жеребенок продолжают поддерживать периодические контакты друг с другом. Было обнаружено, например, что в первую неделю жизни жеребята 94% времени проводят, не отходя от матери на расстояние больше 5 метров[37]. В 5 месяцев пара кобыла-жеребенок проводила в таком близком контакте 25% времени и менее 10% – разойдясь на расстояние около 45 м. К началу 8 месяца обычная дистанция, разделяющая пару, колеблется от 5 до 25 м. Подобная тенденция отмечалась у лошадей, живущих на свободе[38].

---

[33] Estep и др. 1993.
[34] Blakeslee 1974.
[35] Boyd 1980.
[36] Tyler 1972.
[37] Tyler 1972.
[38] Boyd 1980.



Частота кормления жеребенка сокращается с 4 раз в час на первой неделе жизни до 1 раза в час, когда жеребенку исполняется 8 месяцев. Естественное отнятие от вымени происходит в возрасте около 1 года незадолго до рождения следующего жеребенка[39]. Если кобыла не ожидает нового потомства, кормление может продолжиться. Очень редко кобылы разрешают кормиться одновременно младшему и старшему отпрыскам. Исследование пастбищных лошадей не выявило связи между сроком отъема и полом жеребят, кондиции матери или стабильностью группы; на него влиял лишь предшествующий репродуктивный статус кобылы[40]. Например, кобылы, у которых в прошлом году не было жеребят, прекращают кормить в среднем через 16 месяцев после выжеребки, тогда как у кобыл с годовиками кормление молоком своих текущих отпрысков завершается в возрасте около 8,5 месяцев.

Кобылы инициируют сеанс сосания, приближаясь к жеребятам и оставаясь рядом с ними. Во время кормления некоторые кобылы подгибают заднюю ногу с противоположной от жеребенка стороны, чтобы сберечь силы[41]. Наблюдали за кобылами с жеребятами менее недельного возраста, которые всегда перед окончанием кормления качком переносили вес на задние ноги[42]. Такое движение побуждало жеребят отдергивать голову до того, как матери отходили. Изначально кобылы прекращают кормление, удаляясь от жеребенка, особенно на первом месяце жизни[43]. Они могут предотвратить кормление, уйдя от малыша прочь, оттолкнув его голову приподнятой задней ногой или с помощью агрессивного укуса или удара. Во время отнятия от вымени кобылы неоднократно прогоняют жеребят, когда те подходят, чтобы пососать молоко.

После прекращения кормления кобыла и ее отпрыск сохраняют компаньонские отношения, которые могут продолжаться и во взрослом возрасте или только до того момента, когда жеребенок становится достаточно созревшим в сексуальном отношении или покидает первичную социальную группу[44]. В некоторых случаях молодые лошади уходят в возрасте 1 года. Другие делают это позднее[45]. При измененных обстоятельствах, некоторые из них остаются в материнской группе; часто можно наблюдать, как они занимаются взаимным грумингом с собственной матерью.

## Аномальное материнское поведение

Как правило, кобылы привязываются к своему новорожденному и обеспечивают его питанием и защитой; повторно рождающие матки начинают

---

[39] Tyler 1972.
[40] Berger 1986.
[41] Crowell-Davis 1985.
[42] Boyd 1980.
[43] Crowell-Davis 1985, Barber & Crowell-Davis 1994.
[44] Tyler 1972.
[45] Berger 1986.

ухаживать за жеребенком быстрее, нежели жеребящиеся впервые. Запоздание или прерывание проявления материнского поведения могут быть вызваны физической травмой, задержкой отхождения плаценты или другими факторами; после выздоровления нормальное поведение восстанавливается. Но иногда кобылы ведут себя неадекватно, например, между ними и новорожденным не возникает связи, они отказываются его кормить, ведут себя агрессивно по отношению к нему или проявляют материнские чувства к чужому жеребенку[46].

Для того чтобы кобыла привязалась к новорожденному, ей необходимо время и спокойная обстановка, чтобы облизать и обнюхать его в первый час или около того после рождения. Ей может помешать человек или какой-то фактор. Если кобыла отказывается принять жеребенка, вероятно, потребуется физически ограничить ее подвижность, чтобы она стояла спокойно и не мешала жеребенку добраться до ее вымени. Возможно, такое ограничение будет необходимо в течение недели и более. После нескольких удачных кормлений кобылы имеют тенденцию более охотно принимать жеребенка, особенно когда кормление облегчает их состояние и не причиняет боли. Помимо случая ограничения подвижности, некоторые кобылы, отвергающие жеребенка, вероятно, могут стать более восприимчивыми и охотнее принимать новорожденного, если разделить их на некоторое время или создать угрозу для жеребенка (например, привести в денник собаку), чтобы у кобылы возникло инстинктивное стремление защитить его[47].

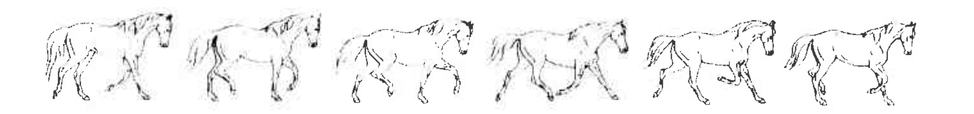
Часто кобылы демонстрируют некоторую агрессию по отношению к людям, собакам и прочим незваным гостям, от которых они защищают жеребенка. Степень агрессии такова, что обычно ее бывает достаточно, чтобы изгнать чужака. Кобыла может энергично воздействовать на жеребенка, стимулируя его бегство от опасности. Как правило, кобылы отгоняют чужих жеребят, особенно если те пытаются пососать молоко. Иногда можно наблюдать кобыл, атакующих собственных жеребят[48]. Такая излишняя агрессия может быть вызвана внешними факторами, например, вмешательством человека вскоре после родов, отсутствием связи с новорожденным, неузнаванием жеребенка, физиологическими причинами (задержка плаценты) и другими факторами, невыносимыми для кобылы.

Иногда лошади проявляют материнское отношение к чужим жеребятам. Такое поведение чаще наблюдается у кобыл накануне родов, или изолированных от своих жеребят, или потерявших потомство[49]. Осиротевший жеребенок может быть усыновлен восприимчивой лактирующей кобылой, у которой больше нет собственного дитя.

---

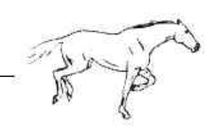
[46] Houpt & Wolski 1979.
[47] Crowell-Davis & Houpt 1986.
[48] Houpt & Feldman 1993.
[49] Crowell-Davis & Houpt 1986.

# Часть V



# Социальное поведение

# 15 Социальная организация



Когда животные объединяются для улучшения защиты и получения прочих преимуществ группового существования, наблюдается тенденция к упорядочению структуры такой группы с целью минимизации конфликтов между ее членами и достижения наибольшей эффективности повседневной жизни. Социальная структура зависит от размера группы и ее состава, отношений между ее членами и стабильности социального образования, а также таких факторов, как индивидуальная ответственность и привилегии. Это типичные организационные шаблоны; частная иерархическая структура той или иной популяции зависит от контекста окружающих условий.

## Структура табуна

Несмотря на то что некоторые лошади бродят в одиночку, большинство предпочитает оставаться с компаньонами. Обособленное социальное образование называется *родовая группа* или косяк. Табун, как правило, состоит из одной или нескольких групп, а также из одиночных особей. Иерархические взаимоотношения, существующие между группами, свидетельствуют о существовании социальной структуры на уровне табуна[1]. Иногда формируются группы из 20 и более особей. Однако гораздо чаще ее размер не превышает 10 членов и составляет, как правило, 4 головы (см. рис. 15.1). В засушливых территориях заповедника Прайор Маунтин в штатах Вайоминг и Монтана были обнаружены 44 гарема, средний размер которых составлял 5 лошадей (разброс от 2 до 21)[2]. Было проведено наблюдение за 50 группами лошадей на Сэйбл Айленде. Обнаружили, что их средний размер составляет 5,5 (разброс 2–20)[3]. Для сравнения, средняя численность лошадиных групп в западной Альберте составила 7,7 голов (количество наблюдаемых групп 18, разброс 3–16)[4]. На равнинах Венесуэлы,

[1] Miller & Denninston 1979; Berger 1986.
[2] Feist 1971
[3] Welsh 1975
[4] Salter 1978

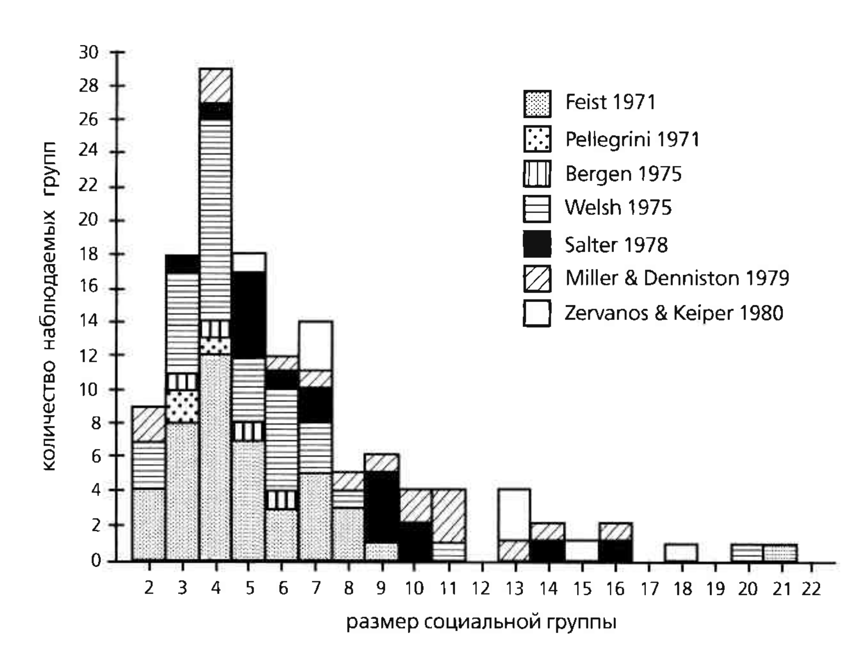



**Рис. 15.1.** Численность групп пастбищных лошадей, согласно наблюдениям, сделанным в Северной Америке. Данные представлены по состоянию на лето, по одному году из каждого исследования.

где молодых жеребцов часто забирают из табуна для работы, среднемесячный состав косяков в среднем колеблется от 15,5 до 20,8 (разброс 3–35)[5].

Родовые группы (гаремы), как правило, состоят как из молодых лошадей (поколения, родившегося в предшествующие годы), так и из взрослых (см. рис. 15.2). Таким образом, не все члены социального объединения участвуют в репродуктивной деятельности. Помимо молодняка, группы состоят, как правило, из одного косячного жеребца и трех взрослых кобыл (их число варьируется от 1 до 9). Исследования показали, что среднее количество кобыл в группе составляет от 1,5 до 5,7[6]. В популяциях, обитающих на Грэнит Рэндж (Granite Range), количество взрослых кобыл в группах колебалось от 2,76 до 3,67 (наблюдения проводились в течение 5 лет)[7]. Несмотря на то что группы были достаточно стабильны, изменения все-таки происходили, так что особи женского пола не оставались вместе на всю жизнь.

В табуне можно обнаружить несколько групп. Помимо типично косячных, семейных формирований, состоящих как минимум из одной кобылы, ее отпрыска и жеребца, табун иногда сопровождают группы мужских особей. Холостяки часто формируют небольшие и менее стабильные компании из 4 или менее членов. Состав группы меняется в течение года. Наблюдали как одиноких жеребцов, так и холостяцкие компании, в состав которых входили до 8 лошадей[8]. Средняя численность таких компаний составляла 1,8 (количество наблюдаемых групп 23). Иногда можно видеть жеребцов одиночек. Встречаются группы, состоящие только из кобылы и ее жеребенка, без жеребца. Формирование таких групп связано с дефицитом мужских особей. Кроме того, существуют несемейные объединения, в которые входят лошади обоих полов. Молодые животные формируют подобные группы, которые могут существовать продолжительное время[9].

[5] Pacheco & Herrera 1997
[6] Keiper 1986
[7] Berger 1986



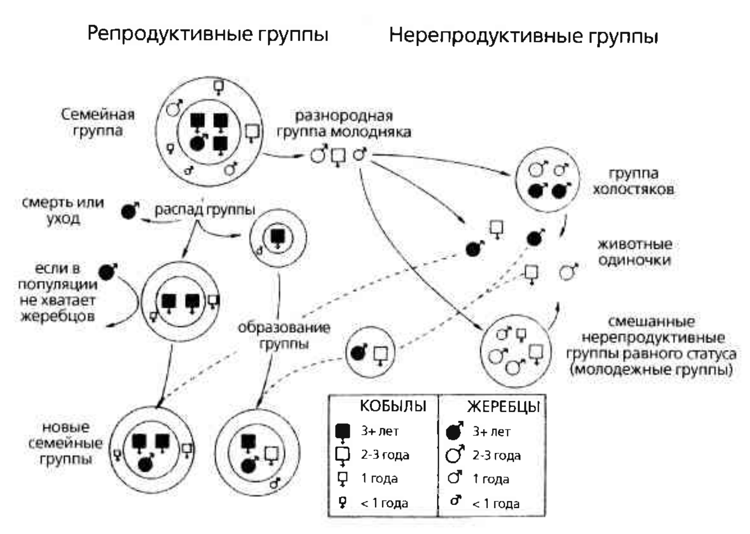



**Рис. 15.2.** Образец социальной организации лошадей, живущих на свободном выпасе.

Популяции лошадей, живущих на свободе, имеют структуру, которую составляют как репродуктивные, так и нерепродуктивные компоненты, в которые входят группы холостяков, одиночных кобыл и молодых животных, не достигших половой зрелости (см. рис. 15.2).

Популяция состоит примерно наполовину из мужских и наполовину из женских особей. Взрослые животные численно превосходят годовиков в соотношении 3 к 1 (рис. 15.3). Несмотря на то что соотношение полов у жеребят составляет 1:1, у взрослых лошадей, как правило, немного преобладают кобылы[10]. Например, в штатах Вайоминг и Монтана среди 270 лошадей, живущих на пастбище, 48% составляли жеребцы, а 52% кобылы[11]; в Неваде подобная популяция состояла на 47% из жеребцов и на 53% из кобыл[12].

[8] Feist 1971
[9] Baskin 1976, Goldschmidt-Rothschild & Tschanz 1978
[10] Garrott 1990
[11] Feist & McCullough 1975
[12] Green & Green 1977

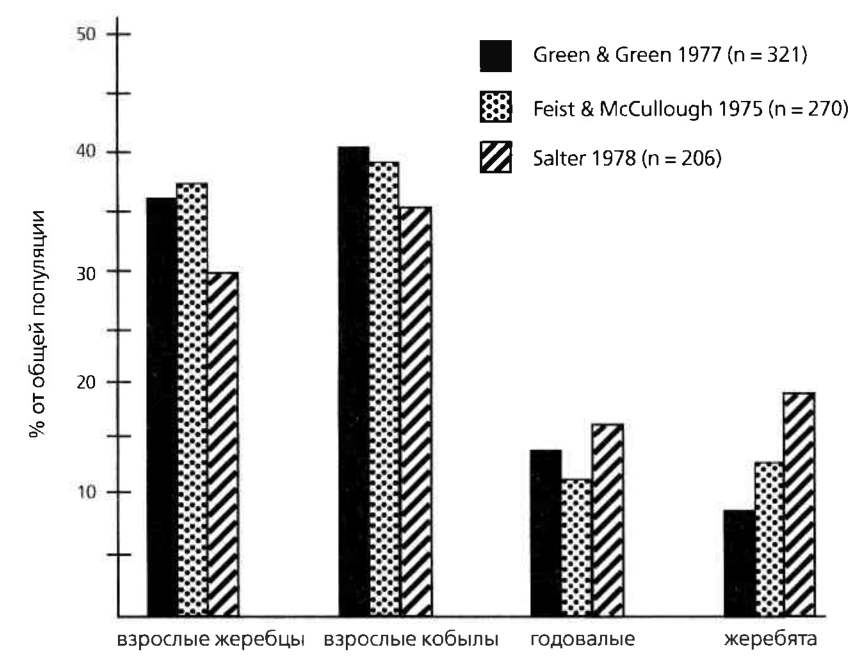



**Рис. 15.3.** Половозрастной состав групп лошадей, живущих на свободе.

Смертность у лошадей выше в раннем детстве или в старости. Однако некоторые лошади, содержащиеся при должном уходе, преодолевали полувековой возраст. На пастбищах в Сэйбл Айленде отмечалось, что продолжительность жизни жеребцов больше, чем у кобыл (5,85 против 4,56 лет). Это объясняется стрессом, которому подвергаются кобылы во время родов[13]. В исследовании, проведенном в 1975 году, было установлено, что уровень смертности падает по достижении лошади 1 года и возрастает после 10 лет[14]. В маленьких и нестабильных группах уровень смертности среди жеребят выше[15].

Основу структуры табуна составляют половозрелые особи. Если не наблюдается дефицита взрослых кобыл, каждую группу, как правило, сопровождает один или несколько косячных жеребцов. Типичный косяк состоит из 1–4 кобыл и их отпрысков в возрасте 2–3 лет. Ядром родовой группы является одна или несколько взрослых самок, а не жеребец. Жеребята и годовички предпочитают оставаться со своими матерями, а также с ровесниками. Некоторые взрослые кобылы формируют взаимную привязанность и выказывают индивидуальное предпочтение. Такие компаньоны стараются держаться вместе даже в отсутствие жеребца[16]. Жеребец, таким образом, является дополнительным социальным членом подгруппы кобыл. Иногда косячники стараются увеличить количество своих кобыл, поэтому родовая группа может состоять из нескольких подгрупп. Хотя жеребец не обязательно является фокусной точкой группового влечения, он поддерживает патриархальный порядок и защищает группу от незваных гостей. Между жеребцом и остальными членами табуна существует кооперация. В ходе наблюдения было отмечено, что косяк замедляется, ожидая задержавшегося или разделенного с ней жеребца[17].

[13] Welsh 1975
[14] Feist & McCullough 1975
[15] Welsh 1975
[16] Tyler 1972

Благодаря четкой социальной организации табуна большинство взрослых кобыл и сравнительно меньшее количество зрелых жеребцов участвуют в воспроизводстве. Оставшаяся часть мужских особей, которую составляют юные и молодые холостяки, не является репродуктивной составляющей табуна. На дальнейший статус большинства этих лошадей влияют последующее развитие и накопление опыта. Следовательно, жизненный цикл и динамическая социальная организация лошадей обеспечивает репродуктивный потенциал большинства индивидуумов.

## Эмиграция и иммиграция

Среди молодых лошадей существует тенденция покидать родовую группу. Особенно это касается мужских особей. В одном исследовании заметили, что более 97% молодых лошадей в возрасте от 1 года до 4 лет расстаются с материнской группой[18]. Молодые жеребчики остаются в одиночестве в течение нескольких месяцев и даже лет или образуют с другими лошадьми компании холостяков. Молодые кобылки, как правило, присоединяются к другим родовым группам, но могут некоторое время жить в одиночку. Иногда молодые животные образуют компании сверстников, в которых присутствуют представители обоих полов, отделившиеся от родовых групп[19]. Исследования показали, что 80% молодых кобылок, эмигрируя, сохраняют в поле зрения знакомую территорию[20].

Возраст, в котором происходит уход из родовой группы, варьируется; на него могут оказать влияние предыдущий опыт и внешние обстоятельства, включая социальное давление (например, со стороны взрослой лошади того же пола в раннем детстве). Было отмечено совпадение эмиграции молодых лошадей с моментом очередной выжеребки их матери[21]. Молодые пони в Нью Форест отделяются от родовой группы в среднем в возрасте 3 года; к 4 годам практически все они уходят[22]. В Национальном ландшафтном морском заповеднике «Остров Ассатиг» (Мериленд) незрелые молодые лошади покидают родовую группу в

[17] Feist 1971 & Miller 1980
[18] Berger 1986
[19] Keiper 1976a, Goldschmidt-Rothschild & Tschanz 1978
[20] Berger 1986
[21] Kasseda и др. 1984
[22] Tyler 1972

среднем в возрасте 20,8 месяцев (жеребчики) и 24,6 (кобылки)[23]. Сравнительно небольшой процент кобылок остается в материнском косяке. Изредка кобылки возвращаются после продолжительного отсутствия. В таких ситуациях косячные жеребцы ведут себя по отношению к ним так же, как и к остальным взрослым кобылам; в период эструса они демонстрируют к ним повышенный интерес.

Когда жеребчики в первый раз контактируют с компанией холостяков, их интенсивно обнюхивают, пощипывают, могут покусать и побить. Вероятна попытка сделать садку на новичка. Проявление такого поведения не столь очевидно, если новому жеребчику более 3,5 лет[24]. Исследователи установили, что молодые жеребчики первые 5–6 лет своей жизни проводят в основном в компаниях холостяков, и пришли к выводу, что группы холостяков облегчают дальнейшее социальное развитие молодняка в относительно спокойной обстановке[25]. Когда меринов, кастрированных на третьем году жизни, выпускают в табуны, они тоже демонстрируют тенденцию формировать холостяцкие компании[26].

Если не принимать во внимание уход молодых лошадей и случайное добавление или удаление кобыл, состав родовой группы остается сравнительно неизменным. В одном исследовании было отмечено, что среднее изменение членства в группе составляет 0,75 взрослой особи (в группе) в течение года[27]. Эмиграция взрослых лошадей часто носит временный характер. Однако удаление или смерть ключевого члена группы, возможно, повлечет ее разделение. Подгруппа может присоединиться к другим косякам или разделиться, реорганизовавшись на несколько групп во главе с единственным жеребцом.

В социальных нерепродуктивных группах существует тенденция, при которой взрослые особи, достигшие половой зрелости, в конце концов покидают свою группу. Как правило, жеребец и кобыла «вступают в брак» и образуют новое социальное формирование[28]. У кобыл есть альтернатива примкнуть к уже существующему косяку. Будучи допущенным жеребцом и кобылами, подчиненный жеребец становится членом семьи. В ситуации, когда в группе существует несколько жеребцов, их количество, как правило, не превышает двух, хотя бывают исключения и их число достигает 5. Один косячник доминирует над остальными. Подчиненные жеребцы иногда кроют кобыл. Отмечалось, что они помогают защищать и сохранять группу[29]. Группы с несколькими жеребцами часто бывают многочисленнее групп с одним косячником. Косяки с множеством особей мужского пола, как показало исследование, стабильнее[30].

23 Keiper & Rutberg 1993.
24 Berger 1986.
25 Hoffmann 1985.
26 Kaseda 1981.
27 Miller 1980.
28 Keiper 1980.
29 Welsh 1975; Denniston 1980; Miller 1980 & Berger 1986.
30 Miller 1980 & Franke Stevens 1990.



Установившиеся социальные группы неохотно принимают чужаков. Это касается косяков[31], холостяцких табунов[32] и разнополых групп молодых лошадей одного возраста[33]. На реакцию табуна может повлиять пол и возраст новичка. Косячники, как правило, нападают и прогоняют приближающихся чужих жеребцов. Иногда между жеребцами происходят серьезные сражения. Периодически они пытаются присоединить к своей родовой группе отбившихся от табуна или одиночных кобыл. Наблюдались случаи, когда жеребцы прогоняли кобыл из своего косяка[34]. Случается, что жеребят принимают без возражений. Иногда кобылы участвуют в изгнании чужих жеребцов наравне со своим косячником. И в некоторых случаях кобылы прогоняли одиноких кобыл, желающих примкнуть к их родовой группе, или которых пригласил их собственный косячник.

## Социальные роли

Гаремный жеребец часто сгоняет свой косяк плотнее, если к нему приближается другая группа или чужак. Он доминирует над остальными жеребцами в родовой группе и кроет кобыл, находящихся в эструсе. Таким образом, в основном именно он становится отцом жеребят[35]. Если в состав косяка входят подчиненные жеребцы, они принимают участие в управлении и защите группы, но редко спариваются с кобылами[36].

Наблюдался один косячник, который в случае опасности позволял старому жеребцу и сопровождавшей его кобыле принимать участие в управлении и защите табуна[37]. После того как опасность исчезала, он снова отгонял их на несколько сотен метров. В ходе наблюдений за 30 примерами управления табуном было замечено: в 42% случаев косячники уводили табуны от другой группы или жеребца, в 30% они плотнее сбивали табун или направляли его в конкретную сторону, в 12% делали попытки совокупиться с кобылами, еще в 12% отгоняли посторонних от группы, и в 4% пытались присоединить к табуну новых членов.

Несмотря на то, что, как правило, жеребцы стабунивают кобыл вместе, предотвращая их рассеивание, установлено, что жеребцы, за которыми наблюдали, предпринимали мало усилий, чтобы удержать молодых кобылок[38]. Создавалось впечатление, что жеребцы равнодушны к своим дочерям, достигшим подросткового возраста; с другой стороны, в 1971 году выявили жеребца, который активно интересовался молодой кобылкой в эструсе[39].

31 Feist 1971.
32 Salter 1978.
33 Goldschmidt-Rothschild & Tschanz 1978.
34 Feist 1971.
35 Kaseda и др. 1982.
36 Berger 1986.
37 Feist 1971.
38 Collery 1969.
39 Feist 1971.

В целом косячники уделяют мало внимания сексуальному поведению молодых кобылок в эструсе, особенно собственных дочерей, ограничивая свой интерес взрослыми кобылам в своей родовой группе. Так они побуждают молодых кобылок в эструсе искать контакты с противоположным полом на стороне. Отлучки из родовой группы могут быть краткими, но иногда и без возвращения.

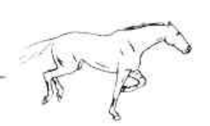
Если в популяции количество жеребцов ограничивается человеком, часть жеребцовых функций берет на себя доминантная кобыла, чья роль акцентируется отсутствием особей мужского пола[40]. Таким образом, при определенных обстоятельствах защита и сохранение табуна осуществляется кобылами.

Несмотря на то что доминантное животное мужского или женского пола может оказывать влияние на активность группы, не только доминанты лидируют и инициируют действия лошадей в косяке. Любой индивидуум может стать в центре т.н. феномена социальной помощи, когда решение одного животного становится приемлемым для всей группы. Наблюдали за тем, как подчиненная лошадь инициировала смену локализации табуна, а затем пропустила вперед доминанту и дала ей занять лидирующее положение[41]. В табуне пастбищных лошадей, за которыми проводилось наблюдение, косячный жеребец шел впереди[42]. В 159 наблюдаемых примерах косячник открыто играл роль лидера в 122 случаях (76,7%). Если поблизости появлялся чужак, жеребец занимал позицию между ним и табуном. Замечали, что когда семейная группа на Сэйбл Айленде (Sable Island) не подвергалась опасности, косячники оставались пассивными и скорее следовали за табуном, нежели возглавляли его[43]. Табун в таких случаях управлялся старой кобылой. Согласно данным наблюдений, жеребцы и кобылы вели родовые группы по очереди, примерно в половине всех наблюдений[44]. Во время перемещений по новым маршрутам жеребцы чаще взрослых кобыл следовали позади табуна (73% против 19%).

Одной из главных социальных функций кобыл является забота о потомстве и подрастающем молодняке. Материнский инстинкт у них максимально проявляется по отношению к новорожденным и ослабевает по мере взросления жеребят. Помимо непосредственной заботы о собственном потомстве лошади иногда защищают других соплеменников, состоящих в их социальной группе, например жеребят без присмотра или одиноких взрослых ослабевших или больных лошадей. Во время своей повседневной активности кобылы и прочие члены косяка имеют тенденцию держаться рядом друг с другом. Жеребята периодически покидают матерей, чтобы поиграть с ровесниками или заняться с ними взаимным грумингом.

[40] Ebhardt 1957; Zeeb 1958; Tyler 1972.
[41] Tyler 1972.
[42] Feist 1971.
[43] Welsh 1973.
[44] Miller 1980.

# 16 Социальные привязанности



Лошади достаточно часто ищут социальных контактов с сородичами; как правило, они акцентируют свое внимание на конкретных членах табуна. Социальные привязанности (связи между несколькими лошадьми) можно наблюдать в той или иной мере в рамках отдельной социальной группы. Каждая мать устанавливает со своим отпрыском собственные близкие отношения; подростки ищут общества ровесников; одни кобылы дружат с другими; и даже жеребцы не являются исключением и налаживают социальные контакты. Не всегда усилиями человека можно достичь формирования тех близких взаимоотношений, которые возникают у лошадей в условиях свободного выпаса, без вмешательства человека в формирование социальных групп[1].

У лошадей социальная привязанность является той нитью, которая удерживает единицы социума вместе (см. рис. 16.1). В результате лошади получают биологические преимущества групповой жизни. Чем сильнее взаимные связи, тем стабильнее группа и тем полнее может проявить себя индивидуум, как в физическом, так и в поведенческом плане.

Прочность связей подвергается изменениям под воздействием следующих факторов, с которыми сталкивается индивидуум: размножение, взросление, здоровье, приобретение опыта. Когда в группе изменяется одна связь, перемены могут затронуть и другие привязанности. В крайних случаях, например, в случае исчезновения ключевого индивидуума, группа может распасться.

После установления социальной привязанности, соответствующей возрасту, полу и физической кондиции лошади, у лошади пропадает желание налаживать новые отношения. После формирования собственного гарема жеребцы редко пристают к чужим кобылам[2]; кобылы, имеющие своих жеребят, отвергают всех остальных[3]. Если у лошади отсутствует подходящая привязанность, она может заниматься ее поисками или замещать ее каким-либо иным типом

[1] Altmann 1951.
[2] Feist & McCullough 1975; Baskin 1976.
[3] Tyler 1972.



**Рис. 16.1.** Даже когда лошади живут на открытом пространстве, члены родовой группы предпочитают держаться поблизости друг от друга, в первую очередь благодаря социальным связям.

связи. Например, жеребцы без гарема активно преследуют кобыл; жеребенок, у которого нет возможности заняться играми и грумингом с ровесниками, будет искать общества более взрослых лошадей; кобыла, потерявшая своего отпрыска, может принять осиротевшего жеребенка; кобыла без потомства внезапно может начать защищать чужого детеныша.

## Привязанность между кобылой и жеребенком

Материнская привязанность кобылы к жеребенку начинает проявляться через несколько минут после родов. Кобыла защищает новорожденного и выглядит озабоченной, если его забирают от нее. Когда жеребенок пытается встать на ноги, кобыла, даже лежа на груди, изучает своего детеныша и подбадривает его тихим ржанием, если он падает. Когда малыш оказывается у передних ног матери, она подталкивает его носом. При появлении незваного гостя кобыла встает и закрывает жеребенка шеей и плечами[4].

Вскоре после того, как жеребенку удается встать в первый раз, кобыла длительное время облизывает его. Новорожденный еще не высох и покрыт амниотической жидкостью. Чувственное восприятие кобылы во время этого сеанса груминга играет большую роль в установлении связи между ней и этим конкретным жеребенком. В дальнейшем мать четко отличает своего отпрыска от других жеребят.

[4] Waring 1970a,b.



Если после родов жеребенка забирают, хеморецепторы кобылы переориентируются на восприятие запахов плодной оболочки и жидкости, выделившейся при родах.

Был проведен эксперимент, в ходе которого через несколько минут после рождения жеребенка отделили от кобылы. Тогда она стала толкать носом и обнюхивать попону, которой вытирали новорожденного. После воссоединения с жеребенком кобыла обнюхала его, вероятно, для того, чтобы проверить или сравнить поступающие от него сенсорные сигналы с запахами родовых выделений или самого новорожденного. Кобыла была очень восприимчива к жеребенку, потому что хорошо помнила запахи, сопутствующие родам. После дополнительного общения с жеребенком она стала узнавать его с помощью визуальных и звуковых сигналов, особенно если жеребенка не было с ней рядом. Когда его возвращали, она снова обнюхивала его[5].

Материнская привязанность сильно связана с перинатальным физиологическим состоянием кобылы и изменением гормонального уровня. Во время родов начинается период повышенной восприимчивости, когда формируется социальная привязанность к новорожденному. В норме кобыла привязывается к своему собственному жеребенку. Если жеребенок, или его запах, недоступен во время периода повышенной восприимчивости, кобыла может почувствовать материнскую привязанность к другому новорожденному, или суррогату. После установления связи с жеребенком восприимчивость снижается, и желание кобылы наладить подобную связь пропадает. Если впоследствии детеныш исчезает или умирает, кобыла впадает в депрессию. То, насколько открыто кобыла демонстрирует свою привязанность к жеребенку, напрямую зависит от близости и продолжительности времени, которое они провели вместе в течение раннего послеродового периода.

Усыновление чужого жеребенка происходит легче вскоре после родов, нежели спустя один или два дня, когда кобыла привяжется к собственному новорожденному. Один из наиболее эффективных способов помочь скорейшему принятию осиротевшего жеребенка кобылой после установления материнской привязанности состоит в том, чтобы накрыть его шкурой ее умершего отпрыска. Сообщалось об успешном применении этого способа в случае, когда кобыла усыновила сироту, после того как ее собственный 3-месячный жеребенок погиб в дорожном происшествии[6]. Очевидно, если кобыла или жеребенок

[5] Wolski и др. 1980
[6] Tyler 1972

препятствуют осуществлению такого мероприятия, усыновление становится невозможным. Они оба должны быть рецептивны.

Установлению материнской привязанности может помешать боль. Иногда формирование связи происходит с задержкой. Когда связь установлена, боль может повлиять на проявление материнских чувств. Таким образом, кобыла, испытывающая сильный дискомфорт, перестанет демонстрировать привязанность, и даже может вести себя агрессивно по отношению к жеребенку. Свидетельств о различиях в материнской привязанности у многократно жеребившихся кобыл и тех, кто рожает впервые, в достаточной степени выявлено не было; различная степень материнской привязанности зависит, скорее, от индивидуальных свойств кобыл. Как молодые, так и пожилые кобылы сильно привязываются к своим отпрыскам. Способность формировать послеродовую материнскую связь сохраняется у кобыл всю жизнь. Автор наблюдал за кобылой, которая впервые ожеребилась в 25 лет. Ее материнское поведение и привязанность не отличались от поведения других кобыл.

В течение первого года жизни связь между кобылой и жеребенком остается довольно сильной. В первые день или два после родов кобыла держится рядом с новорожденным и ведет себя настороженно. Через несколько недель мать и детеныш начинают удаляться друг от друга на более продолжительное время и большее расстояние (см. рис. 16.2). Несмотря на это, было обнаружено[7], что даже в возрасте 5 месяцев жеребята проводят не более 10% времени, удаляясь от матери на расстояние около 50 м.

Поведенческая активность кобылы и жеребенка имеет тенденцию к синхронизации[8]. При демонстрировании одинакового поведения они чаще всего находятся на расстоянии не более 5 метров друг от друга. Когда жеребенок играет со сверстниками, он убегает от матери на большее расстояние[9].

К концу первого года жизни связь между кобылой и жеребенком еще остается очевидной, но близость между ними заметно ослабевает. Отъем происходит за несколько недель или дней до следующей выжеребки кобылы. С рождением нового жеребенка внимание матери и ее социальная активность резко переключается на новорожденного. Она стремится уединиться с малышом.

В первые несколько дней кобыла может не подпускать близко своего старшего отпрыска, следуя инстинкту защищать малыша. Через несколько дней можно наблюдать, как мать с новорожденным и старший жеребенок пасутся рядом и занимаются взаимным грумингом. Кобылы редко разрешают предыдущему потомству сосать молоко.

Несмотря на радикальную перемену в отношении кобылы к старшему жеребенку при рождении младшего брата или сестры, материнская привя-

[7] Tyler 1969
[8] Rifá 1990
[9] Kusunose & Sawazaki 1984b; Crowell-Davis 1986



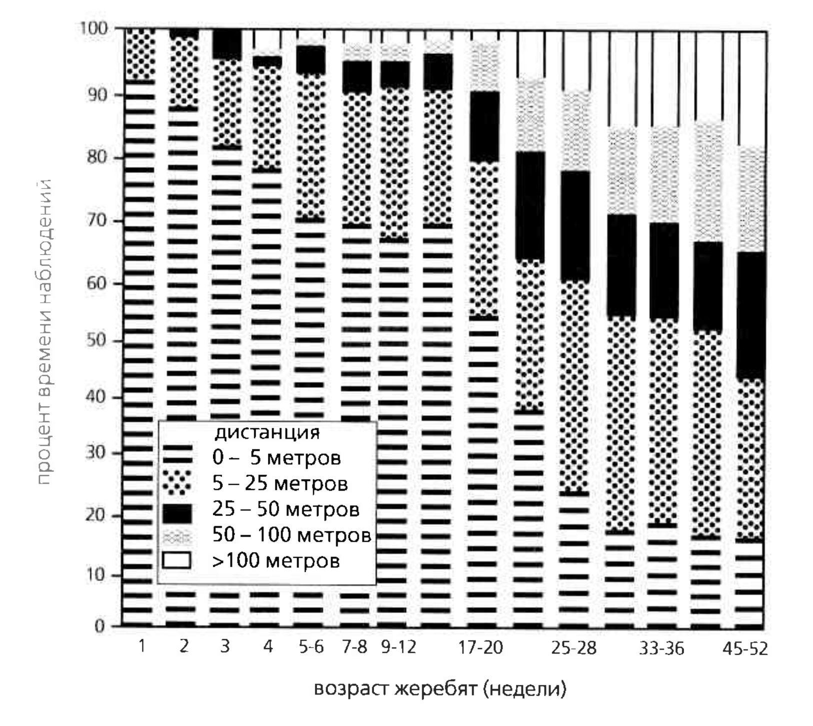



**Рис. 16.2.** Изменения расстояния между кобылой и жеребенком в первый год его жизни. (Tyler 1969)

ванность к нему может длиться годами, особенно к кобылкам, что выражается в дальнейших контактах и приветливом отношении. Эта связь может сохраняться даже после рождения у дочери собственного потомства. Так, одна 13-летняя кобыла продолжала заниматься взаимным грумингом со своей матерью, несмотря на то что та принадлежала к другой социальной группе[10]. Если кобыла через год по каким-то причинам не приносит нового жеребенка, ее привязанность к годовику остается очевидной и иногда становится сильнее. В таких случаях кобылы могут начать проявлять свои материнские чувства по отношению к годовикам и старшему потомству даже более глубоко, чем это происходило раньше. Например, они продолжают кормить и не давать их в обиду. Годовики и старшее потомство ищут у матери защиты, держатся поблизости от нее и занимаются с ней взаимным грумингом вне зависимости от того, появляется у нее новорожденный жеребенок или нет.

Иногда кобылы, не имеющие собственного потомства, принимают чужих жеребят. Отмечались случаи, когда доминантные кобылы и даже мери-

[10] Tyler 1969

ны отбивали у подчиненных кобыл их новорожденных детенышей[11]. Если доминанта не в состоянии кормить и обеспечить жеребенку надлежащий уход, он редко выживает в таких случаях. Один жеребенок, за которым проводилось наблюдение, вскоре после родов был покинут матерью[12]. Его приняла чужая социальная группа, состоящая из жеребца и 5 кобыл. Жеребенок не получал молока, на второй день было замечено, что он пытается есть растения. Он оставался с усыновившей его группой в течение нескольких дней; однако на 12 день исчез и, скорее всего, умер. Исследователи наблюдали за тем, как самка мула приняла одного из близнецов шетландского пони[13]. Внезапно у нее появилось молоко, и она смогла успешно выкормить приемыша.

## Привязанность жеребенка к кобыле

Связь жеребенка с матерью в норме формируется уже после того, как установилась материнская привязанность кобылы (см. рис. 16.3). Хотя силу чувств измерить трудно, кобылы сильнее привязываются к жеребятам, чем жеребята к кобылам, по крайней мере, в первые недели после родов. В целом поведение жеребенка носит приспосабливающийся характер.

Глаза, уши и хеморецепторы, по-видимому, начинают функционировать сразу или вскоре после рождения, но жеребята поначалу не слишком много времени уделяют исследованиям окружающей среды[14]. Через 25 минут после родов они начинают демонстрировать бинокулярную ориентацию, сопровождающуюся движениями головы. К концу первого часа жизни жеребята обнюхивают, лижут и толкают носом расположенные рядом объекты[15].

С помощью этих действий новорожденный знакомится с матерью, которая, в свою очередь, тоже обнюхивает и облизывает его и издает тихое ржание. В период интенсивного знакомства с окружающим миром жеребенок ищет заботу и защиту у матери в своих все более активных попытках начать кормление.

На второй час после родов взаимные контакты жеребенка и кобылы становятся еще более очевидными. К этому времени жеребята, как правило, поднимаются на ноги и начинают сосать. Свидетельством растущей привязанности новорожденного к матери являются толчки носом и стремление следовать за ней и держаться рядом. При появлении незваного гостя жеребенок ищет укрытия у кобылы. Пока кобыла остается лежать на груди, ожидая отхода последа, жеребенок может начать кружить вокруг нее, тыкаясь носом ей в голову

[11] Blakeslee 1974.
[12] Boyd 1980.
[13] Eldridge & Suzuki 1976.
[14] Rossdale 1967a.
[15] Waring 1970a.






**Рис. 16.3.** Связь между кобылой и жеребенком вскоре после родов.

и передние ноги. Кроме того, он начинает отвечать ей голосом, издавая тихое ржание и другие звуки[16].

По мере развития отношений привязанность жеребенка к матери крепнет. К этому моменту жеребенок уже встал и вскоре следует кормление. Чем дольше и ближе жеребенок общается с матерью, тем больше у него возникает желания быть исключительно с ней, он все меньше ищет общества других животных. Восприимчивость жеребенка к установлению первичной социальной привязанности особенно сильна в первые несколько часов после рождения. Спустя 2 часа его реакция в виде испуга на появление незнакомца становится более отчетливой. Врожденная склонность жеребенка следовать за крупными объектами по мере развития связи с матерью все больше ограничивается и демонстрируется только по отношению к тем, с кем у жеребенка установилась социальная привязанность. Зрительные сигналы позволяют новорожденному определять, где находится его мать[17].

Исследования поведения в стрессовых ситуациях не дали отчетливых результатов, свидетельствующих о степени привязанности жеребенка к кобыле. Несмотря на то что кобылы приходят в большое возбуждение и сильно тревожатся, если в первые недели после родов их разлучают с жеребятами, беспокойное поведение новорожденных в таких случаях скорее говорит об их дезориентации, а не о душевных страданиях. Согласно наблюдениям уровень

[16] Waring 1970b
[17] Boyd 1980

вокализации разделенных с матерями жеребят достигает максимума к концу первого месяца жизни, что может говорить о том, что привязанность детеныша к матери в это время находится на пике[18].

И материнская привязанность кобылы, и привязанность жеребенка к матери играют важную роль в благополучном существовании и развитии последнего и поддерживает их совместное пребывание. Связь жеребенка с кобылой ограничивает пространственное удаление и закладывает основу для развития дальнейших социальных связей. Мать обеспечивает жеребенка питанием, дает ему укрытие, защиту, руководит им. Взаимная связь кобылы и жеребенка обеспечивает возможность адекватной родительской опеки, защиты, предотвращает их разделение и удовлетворяет потребности жеребенка. Лишь комбинация этих двух типов социальных связей дает новорожденному возможность выжить, вырасти и, вероятно, принести потомство.

Иногда в установлении взаимоотношений между жеребенком и кобылой происходит сбой. Наблюдали за тем, как у нескольких жеребят, рожденных в лесах Англии, сформировалась аномальная связь с деревом[19]. В одном случае жеребенок привязался к конкретному дереву, у которого он родился. Он оставался рядом с ним даже тогда, когда кобыла удалялась на несколько метров. Жеребенок покусывал кору, двигался вокруг, приближался и отходил от дерева. В случаях, когда жеребята полностью игнорируют мать, кобылы могут бросить их. Описан подобный случай[20], однако с жеребятами, о которых упоминалось выше, все закончилось благополучно, и им удалось наладить контакт с матерями[21].

Деформация социального опыта у новорожденных может повлиять на установление нормальных социальных контактов и дальнейшее поведение жеребят. Гржимек поставил эксперимент, в ходе которого отделил новорожденного от матери и выращивал его в изоляции от других лошадей в течение 64 дней. Его эксперимент доказал существование социального импринтинга у лошадей и подтвердил тот факт, что ранняя социальная привязанность и опыт оказывают большое влияние на их дальнейшее социальное поведение. Жеребенок в возрасте 64 дней боялся и избегал лошадей. Он старался держаться поближе к людям. Таким образом, было подтверждено, что у жеребенка сформировалась привязанность не к соплеменникам, а к людям.

Изолированные жеребята, которых выкармливали искусственно с помощью механической соски, тоже демонстрировали аномальное социальное поведение. Они предпочитали лошадям общество людей, которые ухаживали за ними, и в дальнейшем не реагировали на социальные сигналы, которые подавали им сородичи[22].

О том, какое влияние оказывает изоляция жеребенка от матери или сородичей в период развития на взрослое, в т.ч. репродуктивное поведение, животного, пока неясно. Наибольший эффект от такого вмешательства выражается в том, что лошади начинают отождествлять себя с теми, кто взял на себя родительскую заботу о них, как это случается у других сельскохозяйственных животных[23]. Если жеребенок все-таки успел установить социальные связи с сородичами до изоляции, такого разрыва не происходит. Например, жеребенок, осиротевший 8 дней от роду, был изолирован от других лошадей и выращен людьми. Несмотря на свою привязанность к новой человеческой маме, когда его выпустили на пастбище, он успешно присоединился к группе годовиков-жеребчиков[24]. Было проведено сравнение поведения 6 осиротевших жеребят с поведением 6 жеребят, выращенных кобылами[25]. Обе группы проводили практически одинаковое время, занимаясь выпасом, отдыхая стоя или лежа или в движении, хотя сироты сравнительно больше времени уделяли копанию. Когда каждого из детенышей поместили в незнакомое место (загон), жеребята, выращенные кобылами, казались более напряженными и больше двигались и испражнялись, нежели сироты.

## Связи с ровней

Социальные привязанности, устанавливающиеся между лошадьми одного и того же статуса либо возраста, называются связями с ровней (паритетные связи). Эта дружба чаще всего возникает между кобылами или молодыми лошадьми, которые являются партнерами по играм.

Связи с ровней, как правило, возникают не раньше чем через несколько дней после рождения жеребенка. Защитная реакция кобылы, как и нежелание новорожденного приближаться к другим лошадям, ограничивают круг его общения. В первые 2–3 недели жеребенок редко контактирует с другими детенышами, если же контакт происходит, он, как правило, выражается в пристальном разглядывании либо в кратких обоюдных прикосновениях. Отмечалось, что только спустя 3 недели после рождения жеребята начинают удаляться от матери[26]. После этого контакты с другими жеребятами учащаются. Каждой встрече предшествует знакомство в виде приближения, обнюхивания и покусывания. Постепенно действия жеребят становятся все более игривы-

[18] Houpt & Hintz 1981
[19] Tyler 1969
[20] Boyd 1980
[21] Tyler 1969
[22] Williams 1974
[23] Sambraus & Sambraus 1975
[24] Blakeslee 1974
[25] Houpt & Hintz 1983
[26] Tyler 1969

ми. Они преследуют друг друга, встают на дыбы, брыкаются и отбивают на галопе. В периоды спокойствия жеребята начинают заниматься взаимным грумингом.

По мере развития игрового поведения и взаимного груминга становится очевидно, что жеребята налаживают социальные связи вне взаимоотношений «мать-дитя». Жеребята начинают активно искать контактов со сверстниками. Если у них имеется несколько потенциальных партнеров, они постепенно отдают предпочтение одному из них. Друзья часто пасутся, отдыхают и совершают другие действия совместно.

Паритетные связи могут возникнуть как между братьями/сестрами, так и неродными жеребятами, в том числе принадлежащими к разным социальным группам. Иногда образовываются трио. Замечали, что жеребята имеют тенденцию выбирать себе товарищей, исходя из предпочтений своих матерей[27]. Дружба может возникнуть между жеребчиками, кобылками и разнополыми жеребятами. Жеребчики больше времени проводят в играх, в то время как кобылки и разнополые друзья чаще занимаются взаимным грумингом. Игры у них являются прелюдией к грумингу[28]. Наблюдения за исландскими лошадьми показали, что партнеры по грумингу, как правило, принадлежали к одной половой/возрастной группе, состояли в родственных отношениях и занимали схожее положение в иерархии табуна[29].

Привязанности, сформированные в детстве, не всегда сохраняются у взрослых животных. Когда подростки отделяются от своих изначальных компаньонов, социальные связи с ними ослабевают; однако информация в отношении долгосрочных привязанностей крайне отрывочна. Возможно, предыдущие контакты создают основу для формирования во взрослом возрасте новых связей, особенно у кобыл[30].

Некоторые незрелые подростки покидают родовую группу скорее в компании сверстника, чем в одиночку. Пара может присоединиться к другому косяку. ННринятие одиночной кобылы в группу жеребцов, вероятно, происходит, когда молодая кобылка присоединяется к существующей группе жеребцов в компании ее детского товарища по играм[31]. Аналогичным образом разнополые компании подростков формируются путем присоединения пары друзей к уже сложившейся группе либо пара становится ядром образования, к которому будут присоединяться другие члены[32].

Новые социальные контакты обеспечивают выбор для развития новых паритетных связей. Между жеребчиками в холостяцких табунах эти связи

[27] Weeks и др. 2000.
[28] Tyler 1969.
[29] Thórhallsdóttir и др. 2000 & Sigurjónsdóttir 2000 & Thórhallsdóttir.
[30] Arnold & Grassia 1982.
[31] Feist 1971; Salter 1978.
[32] Keiper 1976a; Goldschmidt-Rothschild & Tschanz 1978.



довольно слабы, поскольку обычно такие группы нестабильны. Другие социальные формирования отличаются большей устойчивостью, привязанности в них крепче. Несмотря на это, в группах, основанных не на воспроизведении, существует тенденция к стремлению изменить социальный статус, чтобы найти сексуального партнера и принять участие в размножении. Для достижения этого, вероятно, потребуется не одно перемещение по иерархической лестнице и, кроме того, перемены в социальных связях. Взрослые жеребцы внезапно начинают избегать своих однополых товарищей. Для них первостепенной является привязанность к гарему и установление сексуальных отношений. В отличие от них кобылы могут устанавливать и поддерживать близкие отношения, не связанные с репродукцией, с другими особями женского пола.

В течение всего жизненного цикла кобылы имеют тенденцию разбиваться на пары. У взрослых кобыл такие паритетные отношения могут возникнуть на основе подростковой привязанности или развиться с нуля. Некоторые пары образуются через связь матери с отпрыском, которая продолжает сохраняться, если дочь остается в материнской группе или вновь присоединяется к ней. Однако в большинстве случаев кобылы стремятся образовать пару с партнершей одного с ними возраста и имеющей такой же статус[33]. Косяки, как правило, устойчивы, потому что основываются на хорошо развитых паритетных связях. В группе кобыла может быть привязана к нескольким или ко всем ее членам; но нередко она имеет лишь одну лучшую подругу.

Кобылы-партнерши имеют тенденцию держаться рядом друг с другом. Они пасутся и отдыхают вместе, а также занимаются взаимным грумингом. Если их разлучить, они беспокоятся и ржут низким голосом, пытаясь установить контакт и воссоединиться. Желание вернуться к партнерше у кобыл может сохраниться в течение нескольких месяцев. Наблюдали кобылу, которую разлучили со своей компаньонкой осенью. Весной она воссоединилась с ней, хотя зимой примкнула к другой группе[34].

## Гетеросексуальные привязанности

Иногда разнополые партнеры устанавливают между собой паритетную связь, но в ее основе все равно лежит сексуальная привлекательность партнера. Изучению подобных связей было посвящено несколько исследований. При вмешательстве человека и конюшенном содержании лошади фактически не имеют права выбора сексуального партнера, в то время как социальная система, которая развивается у них на свободе, концентрирует сексуальное внимание на компаньонах внутри одной группы. Как жеребцы, так и кобылы про-

[33] Wells & Goldschmidt-Rothschild 1979
[34] Tyler 1969

являют разборчивость в выборе сексуального партнера. Даже при спаривании под руководством человека кобылы демонстрируют предпочтение или неприязнь к тому или иному жеребцу. Взаимное влечение способствует развитию долгосрочных гетеросексуальных отношений. Особенно такое влечение становится очевидным во время эструса у кобылы, поскольку жеребец начинает уделять ей больше внимания и исследовать ее на близком расстоянии. Несмотря на это, связь не прерывается и в периоды между эструсами. Фактически она устанавливается, когда партнеры в первый раз воспринимают друг друга как членов одной группы.

Гетеросексуальные привязанности могут возникать как паритетные связи между годовиками. Взаимный груминг между кобылками и жеребчиками является распространенным явлением[35]; однако жеребчики часто действуют грубо, и кобылки убегают. Иногда жеребчики следуют за ними и предлагают продолжение. В некоторых случаях кобылки возвращаются, инициируют груминг, пощипывают их головы и ноги и в игровой манере встают на дыбы или начинают преследовать. В таких парах «жеребчик-кобылка» может установиться глубокая привязанность, и животные будут постоянно держаться рядом друг с другом. Когда к такой паре приближается другая кобылка, жеребчик может обнюхать ее или остаться к ней безразличным, тогда как кобылка, скорее всего, прогонит незваную гостью. Если к паре приблизится молодой жеребец, между жеребчиками произойдет короткая схватка, после чего «свой» партнер вернется к кобылке.

Во взаимоотношениях годовиков отмечается недостаток сексуального подтекста, характерного для связей между взрослыми лошадьми. Жеребчики предпринимают слабые попытки сделать садку, которые редко сопровождаются эрекцией. Они делают садки не только на кобылок, но и на других лошадей, включая своих партнеров по играм и матерей. Когда у жеребчиков происходит эрекция, это случается обычно во время отдыха, игровых сражений или взаимного груминга. Кобылки не демонстрируют очевидной сексуальности до наступления первого эструса.

В подростковом возрасте социальные контакты молодых лошадей часто смещаются в сторону общения с противоположным полом. В это время происходит уход из материнской группы. Новые встречи жеребчиков с кобылками коротки, их сексуальные интересы становятся более очевидными. Если кобылки не в охоте, они, как правило, негативно относятся к приставаниям жеребцов, за исключением предложения заняться взаимным грумингом. Молодые кобылки в эструсе начинают приставать к взрослым жеребцам, а иногда и к годовичкам. Косячные жеребцы редко интересуются молодыми кобылками,

[35] Tyler 1969.



особенно в собственной группе, и чаще всего не терпят проявления сексуальной активности соседних жеребцов, в итоге молодые кобылки и особи мужского пола уходят. Лошади могут потребоваться месяцы, и даже годы, чтобы найти подходящего партнера противоположного пола.

После того как жеребец и кобыла приняли присутствие друг друга, их отношения могут перерасти в долгосрочную гетеросексуальную связь. Взаимный груминг и сексуальные контакты укрепляют и развивают эту связь. На привлекательность и возникновение привязанности влияют такие факторы, как строение тела, масть и даже манеры лошади. После того как связь сформировалась, пара остается стабильной в пространственно-временном и социальном отношении в течение всего года. В некоторых случаях одинокие жеребцы находят кобылу, готовую их принять. Такая пара дает начало новой группе. Иногда кобыла, которой удается заинтересовать косячного жеребца, присоединяется к сложившейся родовой группе при условии толерантного отношения к ней со стороны остальных ее членов. Изредка жеребец присоединяется к компании кобыл, в которой нет жеребца, либо вытесняет существующего хозяина.

В большинстве случаев косячник поддерживает гетеросексуальные связи со всеми кобылами в своей группе. Случаи, когда жеребец изгоняет кобылу из группы, вероятно, демонстрируют пример того, что у него не возникло к ней сексуальной привязанности[36]. Гораздо чаще косячник домогается и защищает своих кобыл. Кобылы демонстрируют привязанность к жеребцу, поддерживая гетеросексуальный социальный контакт только с ним и отвергая контакты с чужими особями мужского пола из других косяков или холостяцких групп. Если жеребец задерживается, кобылы ожидают его и отвечают на его призывное ржание[37].

## Родительская (отцовская) привязанность

В норме косячные жеребцы управляют и охраняют не только своих кобыл, но и собственное потомство. Они возвращают отбившихся от табуна жеребят и защищают их от грозящей опасности[38]. Жеребята старше 3 недель проявляют к жеребцам интерес; они пощипывают их и, если жеребцы терпеливо относятся к малышам, играют с ними[39]. Таким образом, есть свидетельства наличия некоторой родительской привязанности у жеребцов. В большинстве случаев кобылы самостоятельно заботятся и охраняют своих жеребят, так что необходимость вмешательства отца возникает редко; все же молодые лошади тоже являются социальными единицами, которыми жеребец маневрирует во время управления табуном.

[36] Feist 1971
[37] Feist 1971, Baskin 1976
[38] Feist 1971, Boyd 1980
[39] Tyler 1969

По мере взросления жеребят жеребец все меньше следит за ними. Когда жеребчик или кобылка достигают половой зрелости, жеребец пассивно позволяет им покинуть родовую группу. Иногда косячник даже проявляет по отношению к подросшим жеребчикам из своей группы агрессию и прогоняет их[40]. Мало кто из подростков возвращается; хотя иногда уход является лишь временным или не происходит вообще, и жеребец, в результате позволяет кобылке или подчиненному жеребчику вернуться и остаться членом табуна. Замечали, что взаимоотношения отца с сыном чаще продолжаются, после того как сын покидает родовую группу; косячники играют с холостяками, которые являются их сыновьями, на 650% чаще, чем с чужими жеребцами, не приходящимися им родственниками[41].

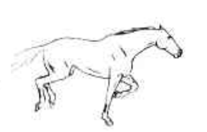
## Межвидовые связи

В искусственных условиях содержания у лошадей могут возникнуть межвидовые привязанности[42]. В таких случаях лошади завязывают дружбу с каким-нибудь конкретным животным: собакой, кошкой, козой, курицей, человеком и т.д. Межвидовые контакты заменяют лошадям паритетные связи, которые формируются в природе. Жеребенок, которого Гржимек вырастил в изоляции от других лошадей, демонстрировал привязанность к людям, которые за ним ухаживали. Может возникнуть зависимость, желание, чтобы компаньон находился неподалеку. Если компаньон отсутствует, лошади начинают проявлять беспокойство и ощущают утрату друга. Например, скаковые лошади, оказавшись в незнакомых условиях, чувствуют себя гораздо спокойнее в присутствии компаньона, чем без него; владельцам стоит обращать внимание на этот момент, чтобы использовать благотворное влияние этой связи на состояние лошади и ее последующее выступление. В старые времена негодяи, которые могли украсть (увести) у лошади животное-компаньона (например, козу), достигали таким образом большого преимущества для соперников.

Межвидовые связи развиваются у лошадей в результате общения с непохожим на нее животным в течение длительного периода времени, когда общество других лошадей для нее недоступно. Поэтому принадлежащий к другому виду компаньон становится суррогатным заменителем другой лошади, и впоследствии между ними образуется крепкая взаимная привязанность.

[40] Jawarowska 1976
[41] Berger 1986
[42] Odberg 1959

# 17 Участок обитания и территориальность



Лошади ограничивают свои передвижения определенным участком обитания и пределом удаленности от социальных компаньонов. Более того, лошади склонны защищать свою территорию. Возраст, пол, физическое состояние, социальный статус и окружающая обстановка влияют на выбор и границы участка обитания, удаленность от социальных партнеров и несколько трудноуловимые формы территориальности. Размеры участков обитания и территориальность сильно варьируются у разных видов; поэтому характеристики популяции, участки обитания и территориальность могут в значительной степени различаться в разных исследованиях (табл. 17.1).

## Участок обитания

Участок обитания отдельной лошади, как правило, совпадает с участком обитания остальных членов ее социальной группы. Это географическая область, по которой лошадь перемещается в процессе ежедневной жизнедеятельности. Главным требованием к такому участку является наличие воды, пищи и укрытия. Укрытия должны предоставлять лошадям тень, защиту от ветра и насекомых. Такие ресурсы могут быть поделены между несколькими группами лошадей. Участки обитания разных групп могут перекрывать друг друга.

Сезонные изменения в количестве пищи, воды, насекомых и необходимости укрытия влияют на передвижение и привычки лошадей в использовании среды обитания. Когда пища и вода имеются в изобилии, лошадям нужно совершать лишь небольшие передвижения, чтобы удовлетворить свои потребности. Или, как случается на юге Невады после сильных дождей и снегопадов, группы лошадей временно перемещаются на обильные пастбища, а когда лужи высыхают, они возвращаются на свои привычные участки обитания, где имеются постоянные источники воды[1]. Если рядом с источником воды недо-

[1] Green & Green 1977

**Таблица 17.1. Характеристики популяции и социального поведения у лошадей, живущих на свободе** (данные исследований в различных географических областях). (Rubenstein 1978)

| | Wassuk Ridge (Pellegrini 1971) | Granite Range (Berger 1986) | Pryor Mountains (Feist 1971) | Grand Canyon (Berger 1975) | Sable Island (Welsh 1975) | Shackleford Banks (Rubenstein 1978) | Stone Cabin Valley (Green and Green 1977) | Boreal Forest (Salter 1978) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Характеристики популяции** | | | | | | | | |
| Размер | 12 | 149 | 270 | 78 | 240 | 104 | 703 | 206 |
| Плотность (на кв. км) | 0,1 | 2,3 | 2 | 0,2 | 6,3 | 11 | 0,5 | 1 |
| Возрастная структура | | | | | | | | |
| взрослые, % | 75 | 46 | 58 | 66 | 64 | 61 | 77 | 53 |
| молодняк, % | 17 | 28* | 29 | 23 | 21 | 21 | 14* | 29 |
| жеребята, % | 8 | 26 | 13 | 11 | 15 | 19 | 9 | 18 |
| Область жизнедеятельности: | | | | | | | | |
| участок обитания группы (в среднем), кв. км | 31 | 7–25 | 15 | 23 | 3 | 6 | 52 | 8 |
| территория группы (в среднем) | ? | нет | нет | нет | нет | 3 кв. км | нет | нет |



Таблица 17.1. Характеристики популяции и социального поведения у лошадей, живущих на свободе (данные исследований в различных географических областях). (Rubenstein 1978)

| | Wassuk Ridge (Pellegrini 1971) | Granite Range (Berger 1986) | Pryor Mountains (Feist 1971) | Grand Canyon (Berger 1975) | Sable Island (Welsh 1975) | Shackleford Banks (Rubenstein 1978) | Stone Cabin Valley (Green and Green 1977) | Boreal Forest (Salter 1978) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Социальное поведение** | | | | | | | | |
| Состав групп: | | | | | | | | |
| Гаремы: средний размер | 3,3 | 3,1 | 5,0 | 4,5 | 5,5 | 12,3 | 5,3 | 7,7 |
| предельные значения | 3–4+ | 1–7 | 2–21 | 3–6 | 2–8+ | – | 2–15 | 3–17 |
| Холостяки: средний размер | ? | 4 | 1,8 | 1,8 | – | 2,6 | ? | ? |
| предельные значения | 1–7 | 1–17 | 1–8 | 1–3 | 1–? | 1–? | 1–4 | 1–6 |
| Смешанные группы ровесников | ? | ? | да | да | ? | да | ? | да |
| Одиночные жеребцы | да | да | да | да | да | да | да | да |
| Стабильность групп: | | | | | | | | |
| смена групп у взрослых кобыл, % | 0 | 50 | 7,6 | 0 | несколько | 10,8 | 1,5 | 6,8 |

* учитывались только годовики

**Таблица 17.2. Вариации в размерах участка обитания у гаремов, групп холостяков и одиноких жеребцов в нескольких областях.**

| Размер участка обитания (кв. км) | Расположение | Источник (автор исследования и год) |
|---|---|---|
| **Гаремы** | | |
| 0,8–10,2 | Нью-Форест, Англия | Tyler 1969 |
| 2,6–14,4 | Альберта, Канада | Salter 1978 |
| 0,9–6,6 | Сэйбл Айленд, Канада | Welsh 1975 |
| 2,2–11,4 | Ассатиг Айленд, Канада | Zervanos-Keiper 1980 |
| 3–32 | Вайоминг – Монтана, США | Feist 1971 |
| 8–48 | Аризона, США | Berger 1977 |
| 11–78 | Невада, США | Green-Green 1977 |
| 17–33 | Невада, США | Pellegrini 1971 |
| 5–60 | Невада, США | Berger 1986 |
| **Группы холостяков** | | |
| 12,4 | Альберта, Канада | Salter 1978 |
| 8–30 | Невада, США | Berger 1986 |
| **Отдельные группы (одиночек)** | | |
| 4,7 | Альберта, Канада | Salter 1978 |
| 5,2 | Невада, США | Pellegrini 1971 |
| 8–35 | Невада, США | Berger 1986 |

статочно корма, лошади могут перейти на обильный выпас и ходить на водопой, удаленный от них на расстояние[2] до 16 км. Пони, которые спасались от насекомых, заходя в мелкие заливы или в океан на небольшую глубину, зимой избегали заходить в воду[3].

Размер участков обитания у лошадей на свободе сильно варьируется и зависит не от численности табуна, а от наличия свободной земли. Например, участки могут иметь площадь от 0,8 до 10,2 кв. км (Нью Форест, Англия), 2,6–14,4 кв. км (северные леса западной Канады), 0,9–606 кв. км (острова Новой Шотландии), 3–78 кв. км (засушливые районы на западе США) (см. табл. 17.2).

Лошади редко равномерно используют все области своего участка обитания. Одни места более популярны, а в другие они наведываются редко. Таким образом, у каждой группы лошадей есть предпочитаемое место, где они проводят большую часть времени. Такие места называются *наиболее используемой*

[2] Feist & McCullough 1976.
[3] Keiper 1979a.



*частью участка обитания* или *экологическим центром участка обитания*, которые могут изменяться в зависимости от времени года.

В низинах Грэнит Рэндж (Granite Range) в Неваде (в период осень-зима-весна) наиболее используемые участки[4] имели площадь в среднем 6,7 кв. км. В высокогорных областях летом эти участки в среднем достигали 25,1 кв. км (зимой выпадал снег и лошади спускались в долины, где площадь излюбленного выпаса невелика по сравнению с обильным выпасом на высокогорье в летние месяцы).

В ходе 5-летних наблюдений исследователь обнаружил, что гаремные жеребцы, в отличие от холостяков, имеют тенденцию из года в год возвращаться на одни и те же участки обитания[5].

Повседневная жизнь лошадей часто характеризуется ритмичностью. В таких случаях лошади совершают свою рутинную жизнедеятельность приблизительно в одно и то же время и посещают определенные места участка своего обитания[6]. Несмотря на это, иногда распорядок дня внезапно и непредсказуемо нарушается, некоторые группы вообще не имеют такого распорядка или не придерживаются его строго.

Бывают случаи, когда отдельные лошади или целые группы переходят границы участка своего обитания и обосновываются на новом месте. Причина этого не всегда ясна. На новые участки переходят как молодые лошади, которые в годовалом возрасте, как правило, покидают родовые группы, так и взрослые. Иногда они присоединяются к другой группе, чей участок обитания перекрывает территорию, на которой обитает их родовая группа. Некоторые лошади могут несколько раз переходить с одной территории на другую и обратно. Старые и ослабленные лошади тоже иногда переходят границы[7]. Кобылы во время выжеребки могут удалиться от своего косяка. Целые группы могут поменять участок обитания, например, когда их тревожит человек (например, проводя сейсмологические исследования)[8]. Таким образом, географическая зона обитания отдельной лошади в течение ее жизни превышает площадь участка обитания этого животного в каком-то определенном возрасте.

Если лошадь забирают с ее участка вне зависимости от того, конюшенная это лошадь или живущая на свободе, она попытается вернуться домой[9]. Некоторые животные благополучно возвращались обратно, преодолев расстояние 15 и более километров. Стремление вернуться связано не только с привычной обстановкой, но и с привязанностью к социальным партнерам. Несомненно, после возвращения лошади заметно успокаиваются. Так, исследователи изуча-

[4] Berger 1986
[5] Berger 1986
[6] Tyler 1969, Welsh 1973, Rubenstein 1978
[7] Feist & McCullough 1975
[8] Welsh 1975
[9] Grzimek 1943, Williams 1957, Tyler 1969

ли поведение 6-месячного жеребенка, которого увезли от матери из родного участка обитания[10]. После кастрации его выпустили. Спустя 5 дней он появился на своем участке вместе с матерью. Живущих на пастбищах Национального заказника Дикой природы в Чинкотиг (Вирджиния) пони ежегодно отлавливают и перегоняют с Ассатиг Айленд на Чинкотиг Айленд, где проводятся публичные аукционы. Пони, которых не удалось продать, выпускают на волю. Отмечено, что они не только восстанавливают социальные группы, но и возвращаются на свои участки обитания[11].

В повседневной жизни лошади обычно не отходят на большое расстояние от своих компаньонов, возвращаются к ним или дожидаются их прихода. Это пространственное ограничение называется максимальной *социальной дистанцией*. На ее величину влияют такие факторы, как возможность появления угрозы и степень социальной привязанности. Наблюдения за свободной популяцией лошадей[12] показали, что максимальная социальная дистанция между членами группы редко превышала 23 м. Отмечалось, что лошади удаляются друг от друга на расстояние даже до 50 м, только если им ничего не угрожает[13]. Наименьшая социальная дистанция сохраняется между кобылой и ее жеребенком в первую неделю его жизни. Наблюдение за кобылами и их новорожденными в это время[14] выявило, что в 94% случаев дистанция между ними не превышала 5 м. По мере взросления жеребенка социальная дистанция увеличивается.

Ранний позитивный и разнообразный опыт усиливает любознательность молодых лошадей, а заодно увеличивает расстояние, на которое они удаляются от матерей и партнеров по играм. Жеребята, которые имели положительный опыт заботливого человеческого ухода в раннем возрасте, демонстрировали склонность отдаляться от матери, чтобы удовлетворить свое любопытство и склонность к исследованиям[15]. Баскин также подчеркивал, что жеребята, как правило, ограничивают территорию своих путешествий формой круга, в центре которого находится мать[16]. Когда группа переходит на новое место, кобылы идут впереди жеребят; но когда табун снова начинает пастись, жеребята выходят вперед и перемещаются кругами возле кобыл.

## Территориальность

У большинства наблюдаемых лошадей, живущих на пастбище, территориальность (изгнание чужих лошадей со своей территории) выражалась в предотвращении приближения непрошеных гостей к какому-либо члену табуна, а не в защите географических границ зоны. По большей части участки обитания лошадей не имеют обильных и равномерно распределенных ресурсов, поэтому достаточно часто группы лошадей делят между собой источники воды, пищи и укрытия. Участки обитания разных групп могут перекрываться[17]. Однако если территория позволяет, группы стараются избегать друг друга. Ландшафт может служить естественной границей, разделяющей косяки, как, например, в западной части Невады, где граница пролегает вдоль долины или горного хребта[18].

[10] Tyler 1969.
[11] Keiper 1979b.
[12] Feist 1971.
[13] Baskin 1976.
[14] Tyler 1969.
[15] Waring 1972.
[16] Baskin 1976.





**Рис. 17.1.** Угрожающе вытянутая шея свидетельствует о желании лошади защитить собственное пространство. (Фото © P.Malkas)

Если одна группа встречается с другой, лошади скорее будут защищать целостность косяка, нежели само место обитания. Но чтобы получить доступ к ресурсу, одна группа может попытаться вытеснить другую и вызовет у нее оборонительную реакцию.

Доминантные жеребцы часто ведут себя агрессивно при встрече с другими социальными формированиями; однако если косячник не проявляет инициативу, вместо него могут выступить другие члены табуна, например, доминантные кобылы и подчиненные жеребцы[19].

Наблюдали, как косяки на пастбище сохраняли между собой дистанцию в 100 м, и на водопое ожидали, когда предыдущая группа покинет место у воды[20]. Подчиненные группы избегают доминантных; доминантные косяки могут вы-

[17] Feist 1971; Tyler 1972; Welsh 1975; Green & Green 1977; Salter 1978; Miller & Denniston 1979; Berger 1986.
[18] Pellegrini 1971.
[19] Miller & Denniston 1979; Feist 1971.
[20] Feist 1971.

теснить подчиненные формирования или отдельных индивидуумов[21]. Жеребцы с помощью навоза и мочи заявляют о своем присутствии. Однако очевидных свидетельств того, что они метят границы определенной территории, получено не было.

Не только группы лошадей защищают территорию вокруг себя, но и каждая отдельная лошадь поддерживает определенное личное пространство. Кобыла, как правило, бросает вызов непрошеному гостю, приближающемуся к ее жеребенку. Мать особенно яростно защищает новорожденного, когда же жеребенок взрослеет, она уже не так рьяно охраняет его. По мере развития лошади начинают проявлять тенденцию соблюдать некоторую дистанцию (*индивидуальная дистанция*) между собой. Отмечалось, что демонстрация угрозы начиналась на расстоянии в пределах 1,5 м, если одна лошадь подходила на такое расстояние к другой, которая не желала такого близкого контакта в данный момент (см. рис. 17.1)[22].

Величина индивидуальной дистанции зависит от пола, возраста, социального статуса, опыта, окружающей обстановки и настроения лошадей. Центр собственного пространства, скорее всего, расположен у головы в области передних ног. Для определения трехмерного контура персонального пространства лошадей и влияющих на него факторов требуются дополнительные исследования. Лошади, имеющие сильные социальные привязанности, могут в большинстве случаев сокращать до минимума расстояние между собой и своими компаньонами.

Часто пространственное распределение (расположение в пространстве) лошадей в группе и между косяками достигается не защитой, а избеганием. Отмечалось, что типичная дистанция между особями в группе составляла 5–6 м, в то время как косяки, делившие пользование источником пищи, были разделены расстоянием в 40–60 м.[23]

Территориальность, социальная привязанность и социальная доминантность зачастую взаимосвязаны. Например, доминантное животное, социально привязанное к группе, будет оборонять пространство вокруг косяка; если же привязанность недостаточно сильна или статус лошади невысок, территориальность будет выражена в слабой степени. Косячные жеребцы сталкиваются с необходимостью не только защищать своих кобыл и поддерживать целостность группы, но и подтверждать свой доминантный социальный статус, по крайней мере, перед другими жеребцами. Холостяки ищут возможности спариться с кобылами, увести их или вытеснить косячника.

Другой пример взаимозависимости, которая существует между территориальностью, привязанностью и доминантностью, можно наблюдать, когда

[21] Berger 1977; Miller & Denniston 1979.
[22] Feist & McCullough 1976.
[23] Baskin 1976.



кобыла атакует жеребца, пытающегося сделать садку на ее компаньонку (т.е. лучшую подругу). Часто дружба возникает между лошадьми, имеющими схожий статус. Друзья могут в некоторой степени защищать друг друга и даже проявлять собственнические чувства по отношению к своему социальному партнеру.

Некоторые обстоятельства, связанные с окружающей средой, могут усилить изолированность одной социальной группы от другой до такой степени, что она будет единовластно пользоваться участком обитания[24] или территорией, которую будет защищать как таковую.[25] В большинстве проведенных исследований подобных обстоятельств не наблюдалось; однако для лошадей не является редкостью использование различных экологических центров участка обитания. В засушливых областях две и более групп могут разделять источники воды и пищи между собой и пользоваться ими по очереди; группы разделены пространственно, но их участки обитания перекрываются. Если воды и пищи имеется вдоволь, участки обитания, как правило, не перекрываются. В таких обстоятельствах местность разделяется на примыкающие одна к другой определенные зоны, принадлежащие исключительно той или иной группе. Следовательно, группа ограничивает свои перемещения своим определенным участком и может даже защищать свою территорию от вторжения чужаков.

Узкие барьерные острова у восточного побережья США, являющиеся природной средой обитания диких лошадей, обеспечивают им исключительное использование территории. При сопоставлении данных, полученных путем наблюдений, было отмечено некоторое перекрытие участков обитания на острове Ассатиг (Мериленд)[26]. Однако в целом обнаружили, что, не считая редких экскурсий в чужие владения, группы лошадей предпочитают держаться по отдельности.

Создалось впечатление, что каждый косяк занимал определенную территорию, но не охранял ее. Несмотря на это, в Шеклфорд Бэнкс (природная среда обитания диких лошадей вдоль берегов Северной Каролины) наблюдали, как группа лошадей явно защищала свой участок обитания[27]. На территории было все, что удовлетворяло потребности лошадей. К моменту проведения наблюдений плотность популяции лошадей превышала плотность на большинстве участков обитания (см. табл. 17.1). 2/3 косяков занимали хорошо охраняемые, не перекрывающиеся постоянные участки обитания, расположенные вдоль одной из оконечностей острова, имеющего вытянутую форму.

Территориальные границы на Шеклфорд Бэнкс в некоторой степени совпадали с естественным ландшафтом, например, шли вдоль ручьев, морских

[24] Gates 1979; Zervanos & Keiper 1980.
[25] Rubenstein 1978
[26] Zervanos & Keiper 1980.
[27] Rubenstein 1978; 1981.

бухт и гребней длинных песчаных дюн. Большие кучи навоза были разбросаны по всей территории вне зависимости от границ. Границы же проходили по ширине острова от океана до укрытого мелководья. Границы территории площадью около 3 кв. км за несколько лет наблюдений[28] сместились не более чем на 15–20 м.

Как только косячник, обитающий на Шеклфорд Бэнкс, замечал вторжение чужого жеребца на свой участок, он нападал на него и вступал в схватку[29]. Резидентный жеребец всегда побеждал и изгонял непрошеного гостя. Большую часть времени территориальные жеребцы со своими косяками не пересекались друг с другом, поэтому охрана границ участка обитания не требовала много сил. Небольшая ширина острова позволяла визуально контролировать границы. Только с мая по июль жеребцы занимались поисками кобыл; в остальное время года холостяки и соседние косячные жеребцы редко нарушали чужие границы. Исключением являлись периоды сильной засухи. Дважды жеребец проводил свой косяк через чужую территорию на водопой после того, как источник воды на его участке высох. Каждый раз жеребец вел свой табун по мелководью, и это происходило во время отлива.

При сравнении моделей поведения территориальных и не территориальных групп выяснились дополнительные различия. У территориальных групп существовали некоторые полученные в результате адаптации преимущества для поддержания жизни и воспроизведения. Территориальные группы на Шеклфорд Бэнкс прилагали меньше усилий для получения корма, у них в исключительном пользовании было много мест, изобилующих травой, и они возвращались на одно и то же пастбище лишь спустя 10-14 дней. Группы, чей участок обитания перекрывался с чужим, были вынуждены возвращаться менее чем через 7 дней. Территориальные косяки не только включали большее количество взрослых кобыл, но также были единственными группами, в которых наблюдался стабильный прирост численности лошадей. У не территориальных групп вследствие их частого контакта с другими лошадьми индивидуальная дистанция перед началом и во время сезона размножения была в среднем меньше. Территориальным жеребцам приходилось тратить сравнительно меньше времени на то, чтобы вести группу и удерживать членов группы вместе. Территориальные жеребцы в сексуальном плане предпочитали кобыл, занимающих невысокое положение в иерархии, доминирующим кобылам; с кобылами, имеющими высокий статус, они чаще занимались взаимным грумингом. Не территориальные жеребцы не делали предпочтений в соответствии со статусом кобыл[30].

[28] Rubenstein 1978.
[29] Rubenstein, личное общение.
[30] Rubenstein 1978.

# 18 Социальная доминантность



Как только две лошади на свободе или в искусственных условиях собираются в группу, они устанавливают между собой доминантно-подчиненные (ДП) взаимоотношения. Методы определения доминантности варьируются; было проведено сравнение и сделан вывод, что между наиболее доминантной и подчиненной лошадью чаще устанавливается соглашение, в то время как определение статуса на средних позициях происходит разными способами[1]. Таким образом, трудно сравнивать результаты разных исследований, посвященных установлению доминантно-подчиненных отношений.

В основном система социального доминирования, развивающаяся в группах лошадей, приближается к линейной иерархии[2]. Теоретически № 1 (альфа) является главной лошадью в группе; омега, имеющая самый низкий статус, подчиняется всем остальным лошадям; прочие члены группы подчиняются одним и подчиняют себе других. Но все же существуют некоторые нелинейные (в виде треугольника) отношения (см. табл. 18.1)[3]. Кобыла, занимающая 6-ю позицию в общем по выпасу, доминирует над лошадью, которая имеет статус 3, но более никто в иерархии ей не подчиняется. Иногда две лошади и больше занимают одинаковое положение (обратите внимание на PM и MM в таблице рис. 18.1). Наблюдался случай одинаковой степени доминантности у 3 жеребцов в группе холостяков[4].

Социальная позиция в той или иной степени влияет практически на все аспекты групповой жизни[5]. Большинство исследователей отмечают наличие определенного иерархического порядка у всех членов социальной группы, включая кобыл и незрелых особей. Взаимоотношения в группе могут оставаться стабильными, но на некоторое время измениться по мере прихода новых и ухода старых членов разного возраста, пола и жизненного опыта. Отмечались случаи

[1] Baer и др. 1979.
[2] Estep и др. 1993.
[3] Grӧngrӧft 1972.
[4] Keiper 1976a.
[5] Kolter 1984.

**Таблица 18.1. Доминантно-подчиненные взаимоотношения во время выпаса, водопоя и отдыха в группе из 6 кобыл на пастбище.** (McPheeters 1972)

| Кобыла | Подчинение: PR | LTS | PM | MM | CS | CK | Кол-во угроз | Кол-во лошадей, которым угрожали | Иерархический порядок |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Выпас** | | | | | | | | | |
| Доминантность: PR | | 4 | 11 | 6 | 12 | 7 | 40 | 5 | PR |
| LTS | 2 | | 5 | 6 | 20 | 9 | 42 | 5 | LTS |
| PM | | | | 2 | 7 | 2 | 11 | 3 | PM |
| MM | | | | | 6 | 9 | 15 | 2 | MM |
| CS | 1 | | | | | 11 | 12 | 2 | CS |
| CK | | | 4 | | | 4 | 4 | 1 | CK |
| **Водопой** | | | | | | | | | |
| Доминантность: PR | | | 1 | 1 | | 1 | 3 | 3 | PR |
| LTS | | | | | 4 | 16 | 20 | 2 | LTS |
| PM | | | | 1 | 2 | 1 | 4 | 3 | PM |
| MM | | | | | | 5 | 5 | 1 | MM |
| CS | | | | | | 1 | 1 | 1 | CS |
| CK | | | 5 | | | 5 | 1 | 1 | CK |
| **Отдых** | | | | | | | | | |
| Доминантность: PR | | 1 | 13 | 9 | 4 | 3 | 30 | 5 | PR |
| LTS | | | 6 | 6 | 14 | 12 | 38 | 4 | LTS |
| PM | | | | 5 | 3 | 1 | 9 | 3 | MM PM |
| MM | | | 5 | | 2 | 2 | 9 | 3 | |
| CS | | | | | | | 0 | 0 | CS |
| CK | | | 2 | | | | 2 | 1 | CK |
| Вес тела, кг | 475 | 475 | 500 | 450 | 430 | 340 | | | |
| Возраст, лет | 17 | 8 | 18 | 21 | 11 | 3 | | | |



очевидных доминантно-подчиненных отношений в группах холостяков[6]. В каждой из наблюдаемых групп альфа доминанта-холостяк был ярко выражен.

Доминантность среди кобыл не так очевидна и, скорее всего, зависит от обстоятельств. Формирование иерархического порядка, социальных привязанностей и антипатий в группе представляет собой сложный комплекс взаимосвязанных цепочек. Ситуация может изменяться в зависимости от того, какие индивидуумы в ней задействованы, как близко они находятся друг от друга, от окружающей обстановки и т.д[7].

## Установление и поддержание статуса

Лошади добиваются доминирования, демонстрируя другим индивидуумам свое превосходство и заставляя их подчиниться или отступить. Это может быть достигнуто жестами без непосредственного физического контакта (отбивания и угрозы укусить); возможны толчки головой и удары шеей. При физическом контакте лошади яростно лягаются, кусаются и наносят удары передними конечностями; может наблюдаться избегание, когда трудно говорить о взаимодействии как таковом. После нескольких контактов и совместного пребывания в течение одного или двух дней после первой встречи, как правило, взаимоотношения между двумя лошадьми определяются. Последующие контакты редко сопровождаются дракой. Если подчиненная лошадь не уступает доминантной, доминанта угрожает ей, после чего та ретируется (см. рис. 18.1). Обе лошади знают свой статус. С понижением количества агрессивных стычек групповая жизнь становится более рациональной.

В разнополом и разновозрастном табуне, который существовал в таком составе минимум в течение восьми месяцев, было зафиксировано 488 агрессивных столкновений. В 74,7 % случав агрессия выражалась в виде укусов (2/3 из них были лишь угрозами); 10,3% приходилось на пассивное избегание; 8,3% составляли удары головой и 6,2% были пинками или угрозами пинков.

При исследовании доминантности нужно точно отделять проявление доминантной агрессии от подчиненной защиты. Доминанты чаще угрожают укусами, подчиненные обороняются брыкаясь[8].

В повседневной жизни социальное доминирование демонстрируется разнообразно, его проявление не определяется возрастом или полом. Внутри одной социальной группы представители одного пола не обязательно доминируют над другим. В некоторых случаях кобылы могут господствовать над жеребцами, а в других – наоборот[9]. Например, доминантно-подчиненные отношения выражаются в конкурентной борьбе за пищу. Доминирующая лошадь вытесняет подчиненную с наиболее привлекательного места выпаса или отгоняет от кор-

[6] Feist & McCullough 1976.
[7] Kolter & Zimmermann 1988.
[8] Goldschmidt-Rothschild & Wells 1979.
[9] Houpt & Keiper 1982.

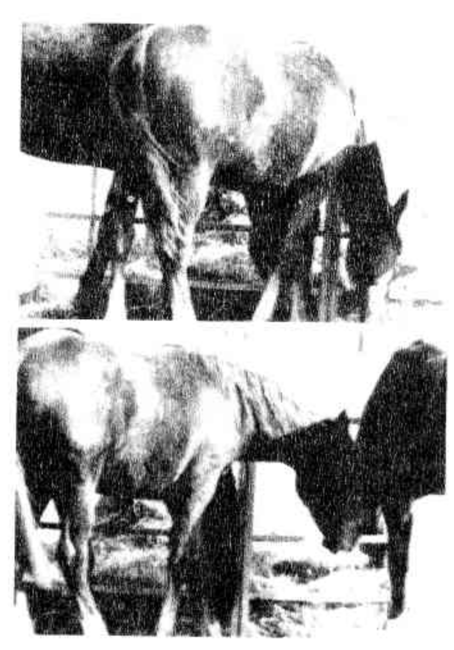


**Рис. 18.1.** Взаимодействие с демонстрацией доминирования: доминирующая лошадь (сзади) занимает место подчиненной (на переднем плане)

мушки. Часто исследователи с помощью корма инициируют контакты лошадей, поскольку с помощью этого фактора проще выяснить иерархический порядок[10].

Во время свободного выпаса иерархический порядок остается сравнительно неизменным, даже когда контакты лошадей становятся более частыми при появлении дополнительного источника корма[11]. Выявлено, что иерархия поддерживалась даже в группе осиротевших жеребят. Ее проявление заключалось в том, что была установлена очередность подхода к механической соске с молоком[12].

Доминантность может проявляться на водопое, при выборе места отдыха, размножении, последующем валянии и мечении, а также во время движения табуна. Хотя агрессия часто оказывается полезной при установлении доминантности, акты проявления агрессии демонстрируются все реже после установления статуса, таким образом, жизнь группы становится более организованной. Кобылы демонстрируют пик агрессивности после завершения физического формирования и прочно устанавливают свою позицию в иерархии группы, после этого агрессия идет на убыль[13].

Несмотря на сохранение общей тенденции, иерархический порядок в одной деятельности (например, во время кормления) может быть не таким очевидным или изменяться в другой ситуации, например, на водопое или во

[10] Grzimek 1949; Tyler 1972; Grongroft 1972; Sereni & Bouissou 1978; Houpt 1978
[11] Clutton-Brock и др. 1976
[12] Glendinning 1977
[13] Rutberg & Greenberg 1990



время отдыха (см. табл. 18.1). Одна лошадь может отгонять другую от еды, но быть гораздо терпимее на водопое (см. CS в табл. 18.1). И наоборот, подчиненная лошадь, беспрекословно уступающая место у источника воды, может быть менее покладистой при выборе места для выпаса. Одни лошади преследуют сородичей на выпасе и подчиняются им во время другой активной деятельности. В исследованиях хайлендских пони отмечалось, что в табуне в течение дня угрозы демонстрировались в среднем 1,9 раза в час[14].

Вне зависимости от обстоятельств доминирующие лошади чаще притесняют каких-то конкретных подчиненных, чем остальных, вне очевидной корреляции с их статусом. Отмечено, что подчиненные матки с жеребятами чаще подвергались гонениям, чем кобылы без жеребят[15].

После установления в группе социальной иерархии порядок остается сравнительно стабильным[16]. У жеребят устойчивые взаимоотношения становятся очевидны к 6 месяцу жизни. Смерть или удаление лошади из группы не влияет на отношения между оставшимися членами. Гржимек обнаружил, что даже при разделении табуна иерархия в новых группах сходна с той, которая существовала изначально. Наибольшая стабильность наблюдается на самом верху и в самом низу иерархической лестницы. Несмотря на то что при разделении косяка из 29 годовалых жеребчиков произошло некоторое изменение в распределении доминантности, Гржимек заметил, что средние изменения не превысили двух «шагов» вверх или вниз по сравнению с ожидаемым порядком, основанным на существовавшей иерархии в исходной группе большего размера[17].

## Факторы, влияющие на статус лошади в группе

Изучалось влияние на установление доминантно-подчиненных взаимоотношений таких факторов, как возраст, вес и рост. Возраст играет некоторую роль в достижении социальной позиции, но его влияние не имеет решающего характера[18]. Наибольший эффект возрастного фактора наблюдается на нижних позициях иерархической шкалы, поскольку незрелые животные обычно занимают подчиненное положение[19]. Было установлено, что иерархический порядок, построенный на основании угроз головой, был тесно связан с возрастом лошадей в табуне камаргов (25 голов)[20].

Размер тела является существенным фактором для достижения высокой социальной позиции, однако бывают исключения (обратите внимание на CK и PM в табл. 18.1). К примеру, в 3 наблюдаемых табунах пони оказалось возмож-

[14] Clutton-Brock и др. 1976
[15] Rutberg & Greenberg 1990
[16] Tyler 1972
[17] Grzimek 1949d
[18] Grzimek 1949d
[19] Tyler 1972
[20] Goldschmidt-Rothschild & Wells 1979

ным определить статистически достоверный стабильный иерархический порядок по весу и росту[21]. Другие исследователи обратили внимание на то, что среди упряжных кобыл иерархия тоже значительно коррелировала с весом, ростом и возрастом[22]. Было сделано заключение, что у пони решающим фактором, влияющим на установление иерархического порядка, является размер, а не возраст[23].

Наблюдения за дикими лошадьми на пастбище показали, что связи между доминантно-подчиненными взаимоотношениями и степенью родства не существует[24]. Однако исследователи бельгийских лошадей пришли к заключению, что статус жеребят, и до отъема и после, однозначно взаимосвязан с иерархическим положением их матерей[25].

Было изучено влияние половой принадлежности на социальный статус. Исследователь пришел к заключению, что взаимосвязь возраста и пола выстраивает следующую субординацию: жеребцы, кобылы, мерины, молодые жеребчики, молодые кобылки, жеребята мужского пола, жеребята женского пола[26]. Косячные жеребцы на свободе должны состязаться с другими жеребцами и побеждать их, чтобы завоевать и удерживать косяк. Внутри группы часто именно взрослый жеребец занимает позицию альфы, как в родовых, так и в холостяцких группах[27]. Однако в одной из групп лошадей, живущих на свободе, наблюдался случай, когда косячник подчинялся двум кобылам[28]. У домашних лошадей в повседневной жизни жеребцы тоже иногда подчиняются кобылам. Было обнаружено, что в косяке, состоящем из 11 лошадей, кобылы занимали промежуточную с меринами позицию во время кормления[29]. Другой исследователь пришел к аналогичному заключению, когда в ходе эксперимента предлагал одно ведро с кормом парам, составленным из жеребцов, кобыл и меринов (пары варьировались по составу)[30]. Он обнаружил, что во время сезона размножения жеребцы доминировали над кобылами, имеющими высокий статус, и подчинялись кобылам, занимающим невысокое положение. Исследования лошадей, живущих наполовину на конюшне и наполовину на вольном выпасе, показали, что в большинстве ситуаций жеребцы подчинялись взрослым кобылам с жеребятами, за исключением моментов, когда косячники стабунивали группу; единственная взрослая кобыла без жеребенка занимала промежуточное между двумя жеребцами положение[31]. В социальных группах, в состав которых входят мерины, они могут занять позицию альфы и даже играть роль косячника, подчинив себе как кобыл,

[21] Hechler 1971.
[22] Ellard & Crowell-Davis 1989.
[23] Tyler 1972.
[24] Keiper & Sambraus 1986.
[25] Araba & Crowell Davis 1994.
[26] Stebbins 1974.
[27] Feist 1971; Jawarowska 1976; Salter 1978; Berger 1977.
[28] Berger 1977.
[29] Montgomery 1957.
[30] Houpt и др. 1978.
[31] Goldschmidt-Rothschild & Wells 1979.



так и жеребцов[32]. В ходе наблюдений за социальными группами (3 пастбищные и 1 конюшенные), каждая из которых состояла из нескольких кобыл и минимум одного жеребца, исследователи установили, что позицию альфы занимали кобылы и мерины, а не жеребцы[33].

Время пребывания лошади в конкретной социальной группе может оказать влияние на ее положение в иерархии. Как и у многих других видов, новички в установившемся формировании занимают невыгодное положение и должны прилагать усилия, чтобы улучшить свой статус. Как правило, они занимают нижние позиции. Наблюдатели пришли к заключению, что старый жеребец в группе, которую они исследовали, не занимал верхних позиций иерархической лестницы, потому что недавно примкнул к данному сообществу лошадей. Со временем он приобрел большую уверенность в себе[34].

Предыдущий опыт и физическое состояние, в т.ч. выносливость, безусловно, влияют на социальный статус. В большинстве случаев косячники доминируют над холостяками. Однако слабые и больные жеребцы зачастую уступают свои позиции более молодым. Наблюдали за тем, как табун искалеченного жеребца был разделен на две части другими жеребцами[35]. Имеются также свидетельства ожесточенной схватки между старым косячником и молодым и менее опытным претендентом[36]. Несмотря на то что молодой жеребец уступал старому в силе и опытности и неоднократно подвергался опасности в ходе битвы, он продолжал сражаться. Когда старый жеребец выдохся, молодой увел из табуна 6 кобыл, на этом бой закончился. Отмечалось, что в большинстве случаев жеребцы теряли свои гаремы вследствие проигранной драки[37]; однако пожилые жеребцы могут лишиться косяка из-за невнимательности. Например, один 26-летний жеребец заснул и кобылы ушли из его поля зрения; чтобы найти отбившихся лошадей, ему пришлось искать в течение 5 часов и пройти более 16 километров (ему повезло, что кобылы не встретили другого жеребца).

Наряду с другими факторами на статус влияет темперамент лошади. Агрессивные и настойчивые лошади, вне зависимости от своих размеров, веса, пола и продолжительности пребывания в данной группе, занимают более высокое положение в группе, нежели пассивные[38]. Наблюдения за пони в Нью Форест показали, что часто небольшие и молодые кобылы, ведущие себя агрессивно, доминировали над крупными и старыми[39]. Отмечен даже случай, когда очень агрессивная 5-летняя кобыла, присоединившись к косяку, через две недели подчинила себе всех лошадей. В одном исследовании отмечалось, что некоторые матки начи-

[32] Stebbins 1974.
[33] Houpt & Keiper 1982.
[34] Goldschmidt-Rothschild & Wells 1979.
[35] Feist 1971.
[36] Ebhart 1957.
[37] Berger 1986.
[38] Ebhart 1957, Blakeslee 1974, Araba & Crowell-Davis 1994.
[39] Tyler 1969.

пали вести себя более агрессивно после рождения жеребенка; таким образом, в летний период они временно доминировали над другими кобылами (без жеребят) и меринами[40]. Другой наблюдатель за лошадьми на пастбище не заметил очевидного изменения иерархического порядка после выжеребки[41]. Эструс тоже не оказывал влияния на статус кобыл; но если кобылы присоединялись к новой социальной группе во время эструса, то они становились объектом сексуального внимания косячного жеребца и благодаря близости к нему приобретали преимущество перед другими членами табуна.

Возможно, статус лошади связан с ее способностью к обучению и интеллектом[42]. Но данных, достоверно подтверждающих этот факт, пока получено не было[43].

## Влияние статуса на повседневную жизнь лошади

Наблюдения показали, что статус влияет на валяние лошадей. Во всех случаях, когда члены табуна принимались последовательно валяться, доминантный жеребец делал это последним[44]. В одном исследовании отмечается некоторая тенденция валяться по очереди согласно иерархическому порядку, но прямой взаимозависимости между доминантностью и валянием обнаружено не было[45].

Как правило, жеребята имеют невысокий статус; однако находясь рядом с кобылой, они получают социальное положение своей матери. Например, жеребенок доминантной кобылы не будет подвергаться гонениям со стороны подчиненной лошади, если он находится рядом с матерью; если же он отойдет от матери на несколько метров, то животные, имеющие невысокий ранг, могут начать угрожать ему[46]. Незрелые лошади часто начинают демонстрировать «щелканье» (беззвучно клацать зубами), когда к ним приближается или им угрожает взрослая лошадь, за исключением их матери. Это свидетельство подчинения особенно часто проявляют жеребята, подходя к косячному жеребцу.

Доминантные жеребцы имеют тенденцию испражняться поверх навоза или мочи подчиненных особей мужского пола. Такое поведение особенно характерно для холостяцких косяков. В смешанных группах встречаются исключения. Например, было замечено, что в разнополой группе ровесников, состоящей из одной кобылы и 6 жеребцов, после дефекации кобылы или подчиненного жеребца остальные члены группы по очереди добавляли свои экскременты в соответствии с восходящим иерархическим порядком[47]. По сравнению с другими жеребцами косячники более склонны помечать собственными экскре-

[40] Stebbins 1974
[41] Boyd 1980
[42] Blakeslee 1974
[43] Rudman и др. 1980
[44] Дикие лошади в Pryor Mountain (Feist 1971)
[45] Stebbins1974
[46] Tyler 1972
[47] Feist & McCullough 1976



ментами испражнения других лошадей, особенно взрослых кобыл и особенно в сезон размножения[48]. Наблюдения показали, что при стычках между жеребцами подчиненный жеребец первым метил фекалии кобылы, перед доминирующим[49]. На свободе доминантные жеребцы из двух разных табунов часто взаимодействовали, испражняясь на четко ограниченные кучи навоза[50].

Когда одна группа встречается с другой, из каждой делегируется представитель, обладающий высоким статусом (как правило, доминантный косячный жеребец), который выходит вперед для общения. Остальные лошади обеих групп стоят поодаль в ожидании окончания общения представителей, а после поступают в соответствии с результатами, не вступая в конфликт. В условиях засухи, когда доступ к воде был сильно ограничен, исследователи стали свидетелями того, как одна группа из 16 лошадей попыталась оттеснить от источника другую, и в большинстве случаев нападал доминирующий жеребец; однако были замечены и атаки одиночных кобыл или пар кобыла-жеребец или жеребец-жеребец. Косячник не всегда был частью такой пары[51].

Связи между межгрупповой доминантностью и количеством взрослых мужских особей в группах обнаружено не было; однако существует прямая зависимость между размером косяка и количеством доминирующих формирований[52]. Холостяки в одиночку или в группе склонны занимать низкую позицию при контактах с другими группами; после обзаведения собственными кобылами статус таких жеребцов повышается[53].

Ранг оказывает влияние на такие социальные характеристики внутри группы, как ближайшее соседство и выбор партнера по грумингу. Например, наблюдения за небольшими косяками хайлендских пони показали, что животные предпочитают заниматься взаимным грумингом и находиться рядом с равными по статусу и по росту индивидуумами. Паузы между сессиями были инициированы более высоким по статусу партнером[54]. Партнер с более высоким статусом в табуне хайлендских пони с большей вероятностью выступал с предложением груминга. С другой стороны, сообщалось о том, что доминирующие пони лишь в 38% случаев начинали груминг взаимный груминг, когда партнеры начинали не одновременно[55].

Статус лошади влияет на ее положение в табуне во время длительных перемещений. Любой член косяка может инициировать начало движения; было замечено, что если движение было начато молодой лошадью, вскоре она останавливалась и уступала место доминирующей[56]. В группах, состоящих из двух и более

[48] Turner и др. 1979; 1981
[49] Stebbins 1974
[50] Feist 1971; Welsh 1973; Salter 1978
[51] Miller&Denniston 1979
[52] Berger 1977; Miller&Denniston 1979
[53] Miller & Denniston 1979
[54] Clutton-Brock и др. 1976
[55] Tyler 1969
[56] Tyler 1969

кобыл, доминантная лошадь возглавляет движение, за ней следуют остальные кобылы, сопровождаемые своими жеребятами, а затем старшими отпрысками. Позиция, которую занимает косячный жеребец, зависит от внешних обстоятельств. Выявили, что в 76,6% наблюдаемых случаев жеребцы возглавляли или направляли движение косяков; в 66,7% они шли впереди группы[57]. Если поблизости находилась чужая группа или косяк был чем-то или кем-то потревожен, жеребцы занимали место позади и уводили своих лошадей. Наблюдения за группой, в состав которой входило несколько жеребцов, показали, что альфа доминанта шел впереди колонны выстроившихся в один ряд подчиненных жеребцов[58].

Социальный ранг оказывает разнообразное влияние на репродукцию. Жеребец, занимающий низкое положение в косяке, имеет мало шансов покрыть взрослых кобыл в эструсе. Их, как правило, кроет косячник. У лошадей, живущих на пастбище, взрослые кобылы редко живут в одиночку, они становятся частью группы; косячники вступают с ними в брачные отношения. Кобылы в косяке подвергаются меньшему сексуальному принуждению, чем кобылы-одиночки, из-за близости доминантного жеребца, который отпугивает посторонних жеребцов. Как правило, кобылы прогоняют подчиненных жеребцов, но можно часто наблюдать, как они приближаются, обнюхиваются и демонстрируют область гениталий доминантной особи мужского пола[59].

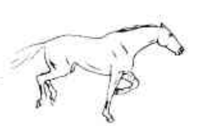
Нередко наблюдаются случаи, когда доминантные кобылы влияли на репродукцию подчиненных, отгоняя молодых кобыл от ухаживающих жеребцов. Также отмечалось, что матки с жеребятами часто доминируют над бездетными кобылами[60]. Однако в других случаях такая ситуация не наблюдалась[61]. Было проведено наблюдение, согласно которому жеребцы, при наличии нескольких кобыл в эструсе, выбирали доминантную кобылу[62].

На свободе кроет кобыл, как правило, косячник, но иногда удается спариться второстепенным и чужим жеребцам. Исследователи отметили, что из 8 случаев успешной копуляции 7 было произведено косячником[63]. В другом исследовании, по группам с одиночным жеребцом, отмечалось, что косячный жеребец совершает не все спаривания; 28% копуляций кобылы, входящие в родовую группу, совершали с чужими, сторонними жеребцами. В косяке, в состав которого входило более одного жеребца, косячник совершал совокупления в 54% случаях[64].

Иногда непосредственно накануне родов кобылы отделяются от табуна. Так, доминантные кобылы больше времени проводят на месте выжеребки и не торопятся, в отличие от подчиненных, воссоединиться со своей группой[65].

[57] Feist 1971.
[58] Miller 1980.
[59] Salter 1978.
[60] Stebbins 1974.
[61] Keiper and Sambraus 1986.
[62] Asa и др. 1979.
[63] Feist & McCullough 1976.
[64] Miller 1979.
[65] Blakeslee 1974.

# 19 Агонистическое поведение



Открытое проявление агрессии обязательно привлекает внимание любого, даже стороннего наблюдателя. Одним из наиболее драматических и внушающих ужас спектаклей, которые разыгрывают лошади, является битва двух жеребцов. Тем не менее, с агрессией связаны и другие поведенческие шаблоны лошадей, такие как настороженность, угрозы, подчинение, избегание и готовность к бегству; часто люди не обращают внимания на такие знаки или просто не замечают их. Однако для серьезного наблюдателя все эти виды поведения имеют значение, и охватывает их термин «агонистическое поведение». Иллюстрации такого поведения приведены в главах 3, 20 и других примерах в данной книге, а также в работе, указанной ниже[1].

## Настороженность, тревога и бегство

Изначально в ответ на внешний раздражитель (новый объект, звук, животное) лошади настораживаются и стараются переориентировать сенсорные рецепторы головы в его направлении. Негромкий звук может вызвать лишь незаметный разворот уха, в то время как лошадь будет продолжать пастись или отдыхать. Все же, если раздражитель достаточно интенсивный, она поднимет голову и начнет исследовать его более пристально. При этом прочие виды деятельности, например, жевание или ходьба, могут прекратиться. Настороженная поза (поднятая шея, голова обращена в сторону раздражителя, иногда расширенные ноздри) вызывает тревогу у других лошадей (см. рис. 19.1). Присматриваясь, принюхиваясь и прислушиваясь, они станут оценивать ситуацию. Если причин для беспокойства нет, вскоре они вернутся к своим повседневным делам.

Когда стимул продолжает воздействовать на встревоженную лошадь, она будет проявлять другие виды исследовательского и агонистического пове-

[1] McDonnell & Haviland 1995.



**Рис. 19.1**. Встревоженность, на которую указывают вытянутая шея и настороженные уши и глаза

дения. Лошадь встанет на ноги, если прежде лежала. Бдительные животные могут начать вести себя беспокойно, как если бы раздражитель интересовал их. Они станут гоготать, что особенно характерно для кобыл по отношению к жеребятам. Возможно, лошади слегка приподнимут хвост. Тело и конечности приготовятся к движению. Расстояние между социальными компаньонами сократится. Если стимул удаляется, лошади лишь сохраняют настороженность с минимальным движением. Когда стимул приближается, они, вероятно, обратятся в бегство. В случае, когда источник раздражения остается неподвижным, встревоженные, но любопытные лошади могут начать приближаться к нему, повернув в его сторону голову и уши. По мере приближения к раздражителю, вызывающему опасения, траектория движения лошадей изменяется. Они подходят не прямо, а под углом. Часто социальные партнеры исследуют незнакомые объекты вместе, сбившись в группу, во главе которой следует доминантная лошадь. У пастбищных лошадей такую группу возглавлял доминантный жеребец; косяк следовал за ним и внимательно наблюдал за его сигналами[2].

Если раздражитель продолжает вызывать тревогу, лошадь демонстрирует растущую настороженность. Ее глаза широко раскрываются, открывая ткани склеры, шея полностью вытягивается, ноздри расширяются, она прекращает движение по направлению к тревожащему ее объекту. Возможна дефекация и нервное копание. Один или два члена группы могут с шумом выдохнуть воздух из ноздрей; иногда звук повторяется. Ведущая лошадь может сделать резкий шаг по направлению раздражителя, как бы вызывая его на бой, но оставаясь при этом на безопасном расстоянии. Демонстрируя нервозность, лошади пристально вглядываются в объект. Ведущая лошадь может выпустить воздух из ноздрей, пробежать несколько шагов рысью и снова фыркнуть.

[2] Feist 1971



Если раздражитель продолжает представлять для лошадей угрозу, начинается бегство. Иногда лошади бегут с перерывами, останавливаясь и снова вглядываясь в объект. Если раздражитель остается неподвижным и, таким образом, делается менее назойливым, возможно нерешительное возвращение и продолжение исследований. Реакция в виде бегства и размер критической дистанции зависят от интенсивности воздействия раздражающего стимула и обстановки. Наблюдения за группой диких лошадей показали, что животные избегали стоящего и идущего человека, удерживая дистанцию 3–5 метров. Если человек вставал на четвереньки, дистанция избегания увеличивалась. К неподвижному человеку лошади приближались и изучали его. Если он начинал быстрое движение наподобие четвероногого животного, они обращались в бегство. Вся группа отбегала рысью на расстояние 100 метров[3].

Как только лошадь, находящаяся ближе всего к раздражителю, разворачивается и обращается в бегство, за ней следуют все остальные. Жеребята держатся рядом с матерями. Иногда внутри группы наблюдается аллеломиметическое поведение (сходное поведение при взаимном стимулировании), которое усиливает стремление к бегству без видимых на то причин. Такое поведение может проявиться и раньше, когда группа только приближается и исследует незнакомый объект. Вероятно, одна лошадь не подошла бы к раздражителю так же близко, как группа животных.

После того как групповое бегство началось, одна лошадь может взять на себя управление движением, встав во главе табуна либо направляя его сзади. Животное, инициировавшее бегство, находится впереди, но если бег приобретает затяжной характер, она может уступить свое место другой лошади[4]. Было обнаружено, что на свободе лидирующее положение чаще занимает доминантный жеребец. Если бегство было вызвано появлением чужака, жеребец занимал разделительную позицию между ним и своим табуном, в то время как движение продолжалось[5].

Скорость, характер и дистанция бегства зависят от раздражителя и обстоятельств. Если стимул появляется внезапно, реакция бывает быстрой и имеет рефлекторный характер. В таких случаях признаки настороженности и тревоги появляются практически одновременно, сразу же за ними следует бегство. После первичной реакции лошади, как правило, регулируют свои действия в соответствии с ситуацией, чтобы не убегать без необходимости. Когда лошадь реагирует на незнакомый объект, к которому она приближается с вытянутой головой, начальный отход может иметь форму быстрого отдергивания и приподнимания шеи и головы, а также поворота вбок. Таким способом лошади уходят от пинков или укусов сородичей. Подобную реакцию можно наблюдать, когда насекомое

[3] Zeeb 1963
[4] Berger 1975
[5] Feist & McCullough 1976

жалит лошадь в морду, или она взяла в рот что-то невкусное. Если что-то пугает лошадь спереди или сбоку, она быстро разворачивается и отбегает на метр или дальше; испугавшись чего-то перед собой, она может встать на свечку. Если угроза находится позади, лошадь устремится вперед, возможно, поджав таз.

Испугавшись прикосновения к задним ногам, лошадь рванется вперед, вероятно, повернув голову назад, чтобы посмотреть, что там происходит.

Хорошо известные реакции испуганной лошади получили специальные названия: брыкание, шараханье, разнос и т.д. Это реакции бегства. Когда лошадь отказывается двигаться вперед, говорят, что она артачится, упирается, замыкается. Части тела (голова и шея) шарахнувшейся в сторону лошади стремительно двигаются от пугающего объекта, в то время как конечности остаются на месте или смещаются незначительно и, как правило, вбок. Все эти движения подробно описаны и проиллюстрированы в главе 3.

В большинстве случаев лошади убегают рысью. Простое избегание может осуществляться шагом. Если лошади сильно напуганы и подвергаются преследованию, они поднимаются в галоп. Жеребята чаще взрослых убегают галопом. Наблюдения показали, что потревоженные чужаком косяки на пастбище отбегали на расстояние от 50 до 100 м, прежде чем остановиться и снова начать наблюдать за ним. Кроме того, отмечалось, что если жеребец сохранял спокойствие, потревоженный табун быстро утихомиривался[6]. Другое наблюдение показало, что лошади, которых не преследовали, удалялись на расстояние 30–110 м; в большинстве случаев бегство инициировали нервные кобылы (14 раз из 16)[7]. Жеребята обращались в бегство в последнюю очередь. Поспешное бегство косяка вызывало лишь простое любопытство у соседних групп лошадей.

Жеребенок или пожилая лошадь, удерживаемые насильно, попытаются освободиться: начнут толкаться, тянуть и крутиться. Если вырваться не удается, постепенно борьба прекратится. Лошади, которые испытывали физическое сдерживание в прошлом, сдаются быстрее. Новорожденных жеребят, как и взрослых лошадей, можно научить сохранять спокойствие, когда человек ограничивает их подвижность.

У лошадей шараханье имеет разную форму и связано как с наследственностью, так и с предыдущим опытом. Подобную реакцию можно снизить, приучая лошадь к различным раздражителям, начиная с минимальной степени воздействия и постепенно увеличивая ее.

В 1944 году Гржимек пытался экспериментально продемонстрировать различие в степени робости у лошадей, измеряя время задержки и проявления реакции приближения к картинкам, другим лошадям и т.д. В ходе эксперимента он обнаружил, что нет существенной связи между половой принадлежностью,

[6] Feist & McCullough 1976
[7] Berger 1975



породой или обстоятельствами, в которых проходило тестирование[8]. Лошади в возрасте 11 лет и старше реагировали с большим сопротивлением, чем их молодые соплеменники.

## Агрессия

В зависимости от обстоятельств лошади демонстрируют агрессию, начиная с малозаметных сигналов и заканчивая яростными действиями. Не только лошади, но и человек, и другие объекты могут стать объектом агрессивного вызова[9]. В норме лошади ведут себя консервативно и проявляют тот минимум агрессии, которого требует ситуация. Таким образом, чаще всего дело ограничивается угрозами и до физического контакта не доходит. Например, в одном наблюдении выявили, что лишь в 24% из 1162 агрессивных действий внутри группы, зафиксированных поблизости от источника воды, случились драки или было совершено физическое насилие[10]; схожий процент (22,6) наблюдался у пастбищных лошадей зимой в борьбе за подножный корм[11].

Чаще можно видеть мягкие формы проявления агрессии: закладывание ушей назад, вытягивание и опускание шеи и головы; разворот задом к оппоненту и выталкивание или блокировка телом. Самым первым признаком неудовольства и агрессии являются заложенные уши. На пике агрессивных действий уши прижаты сильнее всего.

Если объект, вызвавший агрессию лошади, находится перед ней, она, скорее всего, будет действовать головой. Объекту, расположенному позади, она, вероятно, станет грозить задними ногами.

Кобылы с жеребятами преграждают своим телом путь к своему потомству, не подпуская гаремных жеребцов и прочих непрошеных гостей. Мягкое давление головой, шеей и плечом используется, чтобы отодвинуть оппонента, например от кормушки.

Агрессия среднего уровня выражается в виде угроз укусить, ударить передней ногой или лягнуть, вытягивания головы и движения ею вбок и вниз (см. рис. 19.2). Перед тем как пригрозить ляганием, лошади яростно размахивают хвостом и могут несколько раз переступить задними ногами. Угрозы лягнуть и ударить совершаются с помощью толчков головой и телом и часто сопровождаются визгом. Угрожая ударить передом, лошадь может оторвать обе передних конечности от земли; аналогично угрозы лягнуть сопровождаются отталкиванием задними ногами. Оба этих движения ограничены и носят незавершенный характер. Протестуя, поседланные лошади могут начать топать

[8] Grzimek 1944a
[9] Zeeb 1959a
[10] Berger 1977
[11] Baskin 1976

по земле, как бы угрожая ударить передними конечностями. Отбивание задом тоже представляет собой вариацию такого протеста.

Внезапная демонстрация средней степени агрессии чаще всего выражается в угрозах укусить. Лошадь может качнуть головой с приоткрытым ртом или сделать резкое движение в сторону оппонента, вытянув шею. Такие жесты часто адресуются объектам, расположенным спереди или сбоку от агрессора. В большинстве случаев очевидно, что это не более чем угроза, и лошадь не прилагает дополнительных усилий, чтобы вступить в физический контакт с противником и действительно укусить его. Лошади совершают подобные движения, когда чувствуют, что к ним на бока, грудь, спину или передние ноги село насекомое. Если агрессор расположен позади лошади-реципиента, как, например, косячный жеребец, стабунивающий косяк, он пытается укусить ее за круп или задние ноги, и реципиент спасается бегством.

Несмотря на то, что во время игривых драк лошади часто хватают друг друга ртом за гриву, агрессия вне игры редко проявляется в виде реальных укусов[12]. Однако существует отчет о том, что, несмотря на щелканье, демонстрируемое незрелым жеребчиком в знак подчинения, косячник заложил уши и укусил его зубами за плечо. Он зажал кожу жеребчика в зубах и удерживал приблизительно в течение минуты, а затем отпустил[13].

Демонстрация агрессии приближающейся лошадью (опущенная голова и вытянутая шея) вызывает у ее оппонента реакцию избегания/бегства, и он уступает ей место (например, отходит от пищи или воды). Т.н. стабунивание, когда гаремные жеребцы и доминантные кобылы вытягивают шею и опускают



**Рис. 19.2**. Угроза укуса. (Фото © P.Malkas)

[12] Schoen и др. 1976
[13] Feist & McCullough 1976



голову по горизонтальной линии или ниже ее, является способом управления косяком. Укусы при этом могут быть притворными. Кивки и раскачивание шеи из стороны в сторону усугубляют картину агрессии.

Высокая степень агрессии подразумевает яростные попытки укусить, лягнуть и ударить оппонента. Лошадь стремится нанести физический урон противнику. Но даже в этом случае существует определенная градация. Иногда драчуны вступают в контакт, но избегают бешеной атаки или действуют не в полную силу. . В других случаях, нападающий действует в полную силу. В результате контакта оппоненту может быть нанесена серьезная травма, особенно если агрессор прилагает большие усилия. Однако оппонент обычно достаточно осторожен и уклоняется от большинства атак. Непосредственный физический контакт случается лишь тогда, когда оба противника настроены на серьезную драку.

Во время сражения участники стараются рассчитанными укусами и ударами вывести оппонента из равновесия. Они мощно и стремительно маневрируют. Иногда лошади кусают друг друга за зада и совершают круговые движения (см. рис. 19.3). В других случаях лягание сменяется попытками укусить противника в голову и шею (см. рис. 19.4).

Иногда в коротких атаках лошади дерутся передними конечностями. Эти схватки, подобные боксерским поединкам, происходят, когда лошади встают на дыбы и стараются ударить оппонента головой или передними ногами. Подобным образом они ведут себя по отношению к чужакам, например собакам.

Даже новорожденные и пожилые лошади способны совершать агрессивные действия. Ничего не подозревающие люди, осуществляющие уход, могут получить серьезную травму при взбрыкивании новорожденного жеребенка. По мере взросления, физиологического и психологического возмужания и приобретения опыта лошади все больше разнообразят свое агрессивное поведение.

На проявление агрессии у лошадей влияют следующие факторы: окружающая обстановка, социальный статус, пол и возраст. Исследование камаргов показало, что агрессивные движения головой кобылы больше всего демонстрируют в сторону своих старших отпрысков и жеребцов, и менее всего по отношению к жеребятам[14].

В большинстве случаев кобылы угрожали лягнуть (включая агрессивный разворот задом) своим жеребятам, годовикам и жеребцам (особенно при попытках сексуального преследования). Жеребцы, годовики и жеребята использовали агрессивные движения головой внутри собственной группы и по отношению к младшим животным, тогда как защита задом была более характерна при конфликте с доминантной лошадью. Жеребята и реже годовики адресуют угрозы лягнуть своей матери. Угроза лягнуть была присуща игровым схваткам молодняка; угроз головой практически не было. Иссле-

[14] Wells & Goldschmidt-Rothschild 1979



**Рис. 19.3**. Во время быстрого кружения один из участников стычки, укусив противника за заднюю ногу, заставил его потерять равновесие и упасть. (Фото © P.Malkas)



**Рис. 19.4**. Мощная агрессия со вставанием на дыбы и укусами в голову. (Фото © P.Malkas)

дователи пришли к выводу, что угрозы головой используются в отношении подчиненных особей, в ситуациях, связанных с выпасом, поиском убежища и соблюдением индивидуальной дистанции; с другой стороны, угроза лягнуть скорее характерна для игр и сексуального ухаживания и имеет оборонительную функцию против доминирующих индивидуумов.

Агрессия может проявляться вне зависимости от пола и возраста. Однако, жеребята редко ведут себя агрессивно продолжительное время, за исключением игр. Иногда взрослые лошади всерьез преследуют молодых[15]. Жеребенок, пытающийся приблизиться к чужой кобыле и покормиться у нее, скорее всего, встретит отпор в виде демонстрации силы и будет изгнан. Лошади, подвергшиеся нападкам доминанты, могут перенаправить свое недовольство на находящихся рядом подчиненных животных. Жеребцы особенно агрессивно ведут себя по отношению к подчиненным лошадям в ходе сексуальных контактов. Возможен даже смертельный исход. Были зафиксированы случаи атаки жеребца на молодых кобыл с жеребятами. В одном случае недавно выпущенный на пастбище жеребец в течение 30 минут гонялся за кобылой с жеребенком,

[15] Kolter & Zimmermann 1988



кобыла была не в полном эструсе. Внезапно жеребенок отделился от матери; жеребец схватил его зубами за шею и трепал до тех пор, пока не вмешалась кобыла[16]. Имеются свидетельства убийства и нанесения увечий жеребятам недавно выпущенными на свободу жеребцами. Один жеребец, как только его выпустили в косяк, убил 6 жеребят. Все же, прожив в табуне постоянно два последующих года, он перестал убивать[17]. Существуют отчеты о том, как находящиеся в неволе жеребцы лошади Пржевальского проявляли серьезную агрессию по отношению к молодым лошадям вне зависимости от пола; один жеребец после захвата табуна нанес смертельные травмы трем неродным ему жеребятам[18]. В Парке диких животных в Сан-Диего выпущенный в табун жеребец лошади Пржевальского стал причиной смерти двух новорожденных жеребят, чьим отцом был предыдущий жеребец; будучи долгое время в группе, этот [illegible] жеребец ни до, ни после этого случая не совершал детоубийство[19].

Драки между однополыми взрослыми лошадьми могут быть очень серьезными. Кобылы иногда атакуют других особей женского пола. Доминантные кобылы могут атаковать подчиненных, которые делают попытку во время встречи приблизиться к жеребцу. Более того, в ходе определения доминантности кобылы могут 2–3 минуты лягать друг друга, особенно при выяснении отношений между чужими особями[20]. Битвы между жеребцами часто носят ритуальный характер и временами бывают чрезвычайно яростными.

## Взаимоотношения жеребцов

Выяснение отношений между жеребцами происходит путем выполнения ритуальных действий, в отличие от прочих форм проявлений кризисного поведения. Конфликт между взрослыми свободными жеребцами носит территориальный характер, поэтому косячные жеребцы и их группы предпочитают держаться подальше друг от друга. Кризисное выяснение отношений помогает холостякам проверить, насколько косячник в состоянии поддерживать свой статус и сохранять кобыл.

Ритуалы позволяют лошадям продемонстрировать свое превосходство, не вступая в яростное сражение; более того, выяснение отношений и разделение жеребцов может произойти и без контактных битв и нанесения серьезных физических повреждений[21]. Выяснение отношений между двумя косячниками имеет тенденцию быть не столь яростным, как разбирательства между косячным жеребцом и холостяком[22].

[16] Tyler 1969
[17] Duncan 1982
[18] Keverling Buisman & van Weeren 1982
[19] Boyd 1986
[20] Tyler 1969
[21] Tschanz 1979
[22] Salter 1978

Ритуальные разбирательства между жеребцами происходят в несколько стадий:

1) пристальное разглядывание на месте;

2) принятие характерной позы и совершение движений, демонстрирующих превосходство;

3) близкое обнюхивание;

4) пронзительные вопли, угрозы передними ногами, толкание;

5) дефекация.

Иногда та или иная стадия пропускается или происходит так быстро, что кажется незаметной. Жеребцы могут разойтись на любой из стадий или после нескольких повторений ритуала. Чаще всего они расходятся после дефекации. Продолжительность выяснения отношений составляет от нескольких минут до часа и более. Один жеребец выяснял отношения с группой молодых холостяков в течение 1,5 часов[23].

На первой стадии один жеребец или оба стоят поодаль и пристально разглядывают друг друга. Лошади насторожены, их уши подняты и направлены вперед. Они тихо ржут, размахивают хвостом и копают. Жеребцы часто изучают чужие косяки, пасущиеся поблизости. Потом животные могут немного сойтись, снова остановиться и начать присматриваться. Половина встреч жеребцов оканчивается на этой стадии[24].

Если выяснение отношений продолжается, жеребцы с помощью визуальных сигналов демонстрируют доминантность и намерения. При этом их шея изогнута, голова слегка опущена, хвост приподнят, уши направлены вперед. В такой позе доминантные жеребцы приближаются друг к другу либо движутся параллельно в одном направлении. Голова и шея покачиваются вверх-вниз, грива и челка развеваются, усиливая производимое впечатление. Передние ноги выносятся высоко, копыта гулко ступают по земле, лошади движутся приподнятой рысью. Иногда они выбрасывают передние ноги вперед, как бы нанося удар. Если в это время поблизости оказывается отдельная куча навоза, они могут начать копать и обнюхивать ее, затем испражниться поверх и снова обнюхать. Выяснение отношений после внешней демонстрации может продолжиться, либо жеребцы потеряют друг к другу интерес и разойдутся в разных направлениях.

Если общение продолжается, от визуальной демонстрации лошади переходят к стадии ближайшего знакомства, в ходе которого они обнюхивают ноздри друг друга. Далее может последовать обонятельное исследование прочих частей тела (шеи, холки, боков, области гениталий и, наконец, бедер, крупа и ануса).

В момент обнюхивания один из жеребцов может закричать и, привстав на дыбы, нанести другому удар или укус. Попытки ударить и укусить могут продолжаться, но в большинстве случаев они не достигают цели и блокируются головой, шеей и

23 Salter 1978.
24 Salter 1978.



ногами оппонента. Жеребцы часто бьют передними ногами, как бы нанося серию ударов. Укусы за задние ноги провоцируют оппонента развернуться задом и отбить. Иногда они толкают друг друга задами. Попытки лягнуть, так же как и редкие преследования, как правило, приберегаются на конец активной схватки. В первоначальном последовательном обмене агрессивными движениями фаза физического контакта непродолжительна и не столь интенсивна как последующие фазы.

Далее жеребцы могут проследовать к ближайшей общей навозной куче и продолжить выяснять отношения. Навозные кучи пастбищных лошадей обычно имеют в диаметре 1–2 м, хотя был обнаружен экземпляр, достигавший 7 м в длину[25]. Одновременно или по очереди жеребцы обнюхивают кучу, затем испражняются поверх нее и снова обнюхивают навоз. Как правило, исследуется навоз оппонента. Связи между очередностью испражнения и тем, кто либо начинает стычку либо побеждает в ней, обнаружено не было; однако в «притворных сражениях» между молодыми жеребчиками или холостяками доминантная лошадь испражняется последней[26]. Исследования лошадей на Сэбл Айленд показали, что первым кучу метит обороняющийся жеребец; жеребец, который первым приблизился к противнику и инициировал выяснение отношений, испражнился последним[27].

Если после «навозного ритуала» жеребцы так и не разошлись, повторяется прежняя последовательность стадий выяснения отношений, вероятно, с некоторыми вариациями. В каждой последовательности одна из фаз может быть пропущена, на другой поставлен акцент, схватки ужесточаются. Повторение последовательных стадий ритуала продолжается до тех пор, пока один из жеребцов не ретируется вместе со своим косяком. Члены родовых групп редко принимают участие в выяснении отношений, но все время остаются поблизости.

Иногда между жеребцами происходят яростные бои без соблюдения ритуала. Такое случается, если один или оба жеребца без предупреждения внезапно атакуют. Далее следуют серьезные укусы и удары передними и задними ногами. При этом у соперников могут появляться серьезные раны и переломы костей. Вскоре один из участников битвы спасается бегством, зачастую преследуемый победителем, который может кусать побежденного. Такие схватки случаются, когда к табуну быстро приближается чужой жеребец либо посторонний жеребец пристает к кобыле из косяка.

Наиболее агрессивные выяснения отношений между жеребцами происходят в результате слишком сильного сближения косяков или в спорах относительно статуса и из-за кобыл. Было зафиксировано 83 случая агрессивных столкновений, в которых принимал участие минимум один жеребец (косячный, одинокий холостяк или в группе холостяков). Из них:

25 Feist & McCullough 1976
26 Feist & McCullough 1976
27 Welsh 1973

– 37 конфликтов произошло из-за нарушения линейного расстояния между группами или одинокими холостяками;

– 18 случились в результате оспаривания позиции косячного жеребца;

– 12 ассоциировались с попыткой отбить кобыл;

– 10 были «притворными» сражениями или выяснением доминантности в группах холостяков;

– 4 конфликта возникли на почве того, что кобылы сначала отбились от косяка, а затем были возвращены обратно;

– 1 «притворная» драка произошла между косячником и жеребенком мужского пола;

– 1 сложная битва, в которой приняли участие 5 косячных жеребцов и 2 незрелых жеребчика[28].

Были сделаны наблюдения за дикими лошадьми, обитающими на Шеклфорд Бэнкс. В популяции лошадей насчитывался 21 жеребец. Наблюдения проходили во время сезона размножения. Среди 310 отмеченных случаев столкновений между жеребцами 53% окончились сразу после приближения и лошади просто разошлись. В остальных случаях жеребцы оставались сравнительно близко друг к другу, демонстрируя себя или сражаясь. Частично конфликты прекращались на стадии демонстрации, однако в 58% (84 раза из 147) лошади вступали в физический контакт.

Оставшиеся 42% контактов (62 случая), завершившихся после демонстрации, окончились на стадии обнюхивания и обмена голосовыми сигналами[29].

## Подчинение

Признаки покорности, демонстрируемые лошадьми, не столь очевидны для наблюдателей, как агрессия. Например, если к подчиненной лошади приближается доминирующая, первая может медленно пойти прочь, не дожидаясь, пока последняя подойдет ближе. Таким способом она избегает дальнейшего конфликта. После ухода доминанты подчиненная лошадь возвращается на прежнее место (к кормушке, источнику воды и т.д.). Если подчиненная особь не реагирует на приближение доминирующей достаточно быстро, у нее остается время, чтобы поспешно ретироваться, особенно когда доминанта окажется на расстоянии 2 м; при этом подчиненная лошадь закладывает уши и уходит с дороги. Обычная форма проявления подчинения – это уход.

Уступая место доминанте или агрессору, молодые лошади часто стараются держаться ближе к матери или компаньонам-ровесникам. В их обществе они чувствуют себя комфортнее. Жеребенок, подвергшийся нападению или угрозе, возвращается к матери и принимается сосать молоко[30].

[28] Feist 1971.
[29] Rubinstein & Hack 1992.
[30] Tyler 1969; Blackslee 1974.



Не всегда возможно уйти от агрессора; в любом случае лошадь, стоящая ниже по рангу, может демонстрировать подчинение. Животное, которое хочет избежать атаки стоящей рядом доминанты, будет трясти головой и шеей вверх-вниз, иногда вбок (если агрессор расположен фронтально). Если же он находится позади, подчиненная лошадь прижмет хвост и подогнет ноги, стараясь отвести от него зад. Когда лошадь трясет головой, ее шея максимально приподнимается, голова сильно наклоняется или вытягивается почти горизонтально. Лошадь пристально глядит на агрессора, ее глаза широко распахнуты, видны светлоокрашенные ткани склеры вокруг радужной оболочки. Когда голова приподнимается, мигательная перепонка частично прикрывает переднюю часть глаза. Подобную реакцию можно наблюдать при грубом обращении человека с лошадью, например, когда человек бьет лошадь спереди хлыстом, дергает за корду, стоя перед ней, и т.д. Если лошадь бьют по спине, заду или задним ногам, она также будет прижимать хвост и поджимать зад[31].

Молодые лошади до трех лет специфически выражают подчинение в виде «щелканья» зубами[32]. Животные вытягивают голову и открывают рот, углы губ при этом оттягиваются назад (рис. 19.5). Уши могут быть вывернуты вбок. Затем производится серия движений челюстью, рот частично открывается и закрывается, губы при этом не соприкасаются. Иногда лошадь издает сосущие звуки, которые возникают из-за трения языка о нёбо[33].

Молодые лошади начинают «щелкать», чувствуя встревоженность, когда поблизости оказывается более крупная или доминантная лошадь. Было отмечено, что новорожденные первый раз «щелкают», когда мать поворачивается к ним после завершения родов[34]. Было проведено исследование данного феномена у осиротевших жеребят и жеребят, выращенных матерью. Один из детенышей в возрасте 1 недели, росший с кобылой, «щелкал» по отношению к приближающейся корове. Некоторые жеребята «щелкали» только в адрес взрослых лошадей; некоторые выражали подчинение таким способом в отношении человека. Вскормленные механической соской жеребята «щелкали» на незнакомых людей, но не проявляли такой реакции на знакомых[35].

Большинство наблюдателей отмечают, что с возрастом лошади все реже выражают подчинение таким способом. Из 252 раз 58,3% «щелкали» жеребята, 32,1% годовики, 5,2% 2-летние лошади и 4,4% 8-летние[36].

Создается впечатление, что молодые лошади приобретают опыт и учатся отличать ситуацию, в которой им может что-то угрожать. Следовательно, «щелканье» ограничивает потенциальную угрозу со стороны сородичей, тогда как иное агонистическое поведение было бы в такой ситуации неуместно.

[31] Dark 1975.
[32] Также применяются термины «Snapping» Tyler 1969; «Teeth-clapping» Feist 1971; «Jaw-waving» Blackslee 1974; «Unterlegenheitsgebärde» Zeeb 1959.
[33] Schäfer 1975.
[34] Tyler1969.
[35] Williams 1974.
[36] Tyler 1969.

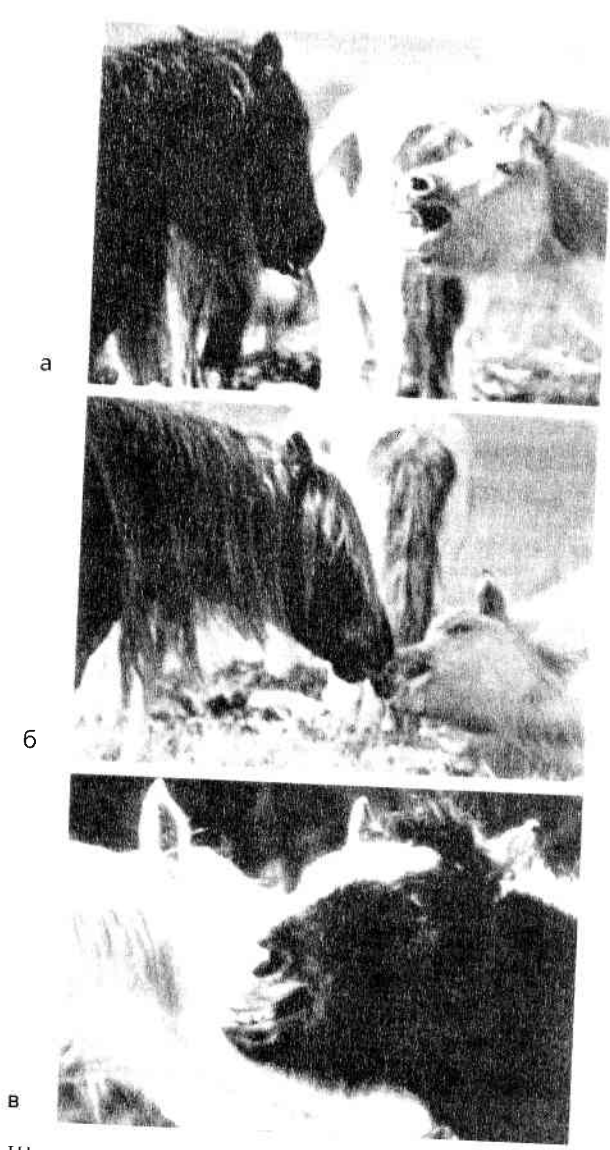



**Рис. 19.5**. «Щелканье», демонстрируемое подчиненными незрелыми лошадьми по отношению к косячному жеребцу. (Фото © R.R. Keiper & P.Malkas)

Жеребята и годовички часто «щелкают», приближаясь к взрослым кобылам и жеребцам. В поисках матери жеребята подходят к другим кобылам и выражают подчинение этим способом. Отмечалось, что жеребята «щелкают» даже при приближении к своей матери, пока не узнают ее. Молодые кобылы во время наступления первого эструса реагируют «щелканьем» на обнюхивание и другие знаки внимания со стороны жеребцов и во время совокупления[37]. Когда жеребец изучает кобылу с жеребенком, детеныш тоже может начать «щелкать», в отличие от кобылы, которая делает это редко.



В общем, взрослые жеребцы вызывают реакцию «щелканья» намного чаще, чем другие лошади. При исследовании жеребят и годовиков было обнаружено, что жеребчики клацали более часто, чем кобылки в том же возрасте[38]. Клацание по отношению к жеребцу вызывалось просто его присутствием поблизости, в то время как клацание на кобыл чаще всего представляло ответ на прямую угрозу с ее стороны.

Были отмечены случаи, когда «щелканье» со стороны незрелых жеребчиков по отношению к доминантному жеребцу было вызвано[39]:

выяснением отношений между косячными жеребцами разных групп;

приближением заинтересовавшегося жеребца к кобыле;

непродолжительным отсутствием доминантной лошади.

Один из исследователей предполагал, что «щелканье» происходит от социального груминга, а движение челюстей говорит о намерении[40]. Кроме того, указывалось, что взаимный груминг является в некоторых случаях примером деятельности, направленной на удовлетворение определенной потребности. Таким образом, подобно грумингу «щелканье» представляет собой ритуал, позволяющий незрелым лошадям выразить подчинение и избежать агрессии[41]. Агрессия возникает редко. Все же если незрелая лошадь не отходит и не снимает причину угрозы, ситуация остается напряженной, пока взрослая или доминантная лошадь не принимает знаков подчинения. Если взрослая лошадь не хочет терпеть близкое присутствие другой лошади, она будет вести себя агрессивно.

## Аномальное агонистическое поведение

В каком бы виде ни проявлялось бегство (лошадь артачится, вкапывается, закидывается, шарахается, убегает, вырывается и т.д.), оно является агонистическим поведением. Это нормальная реакция испуганной лошади. Степень интенсивности реакции зависит от темперамента, ситуации и опыта. По мере взросления и получения жизненного опыта реакция смягчается. Однако если она проявляется слишком часто и без особых оснований, это считается аномальным. Чрезмерная пугливость может быть связана с негативным опытом, полученным в прошлом. В последнем случае хозяин может научить лошадь не пугаться определенных предметом и ситуаций, снизив ее чувствительность. Чтобы адаптировать лошадь, ей часто и с нарастающей силой демонстрируют пугающие раздражители. Лошадь учится понимать, что ей ничего не грозит.

37 Tyler 1969
38 Wells & Goldschmidt-Rothschild 1979
39 Feist & McCullough 1976
40 Zeeb 1959b
41 Feist & McCullough 1976

Иногда степень агрессии лошади не соответствует ситуации и требует коррекции. Коррекция такого поведения зависит от правильного определения специфического типа агрессии и причин ее возникновения. Агрессивность лошадей можно разделить на следующие категории[42]:

– агрессия, вызванная страхом;
– агрессия, вызванная болью;
– агрессия при выяснении отношений между особями мужского пола;
– агрессия доминанты;
– защитная агрессия;
– материнская агрессия;
– выученная агрессия;
– перенаправленная агрессия;
– игровая;
– сексуальная;
– агрессия, вызванная назойливым раздражителем;
– агрессия, вызванная гормональными нарушениями (повышенное содержание тестостерона у кобыл);
– агрессия, обусловленная генетическими факторами;
– нарушение деятельности головного мозга;
– членовредительство (нанесение увечий самому себе).

Типы проявляемой агрессии вкратце описаны ниже.

Агрессию, вызванную страхом (удары, брыкание), как и чрезмерную пугливость можно погасить путем постоянного, спокойного и мягкого приучения к пугающему раздражителю. Когда лошадь будет вести себя спокойно, человек вознаградит ее похвалой или лаской. Целью приучения является построение доверительных отношений и создание у лошади позитивного опыта, который поможет минимизировать или полностью ликвидировать страх.

Когда лошадь не имеет возможности спастись бегством от раздражителя, причиняющего боль, вероятно, она поведет себя агрессивно. Это тип агрессии, вызванной болью (укусы, удары, лягание). Проблема, как правило, возникает из-за наличия у лошадей долгосрочной памяти, сохраняющей негативный опыт, полученный в прошлом. Таким образом, оказавшись в обстоятельствах, в которых однажды ей пришлось испытать болезненные ощущения, лошадь может проявить агрессию даже тогда, когда для нее нет оснований. В случае, когда такая агрессия проявляется в какой-то одной конкретной ситуации, лучший выход – избегать ее, подбирая альтернативные пути. Если это невозможно, нужно научить лошадь тому, что боль вовсе необязательно сопровождает тот или иной процесс или предмет.

[42] Beaver 1986.



Тенденцию лошади драться с другими лошадьми – жеребцовую и доминантную агрессию в некоторых случаях можно снизить путем кастрации и гормональных инъекций (прогестин)[43]. Тироидо-замещающая терапия помогла мерину[44]. Но она действует не во всех случаях проявления агрессивного отношения и драчливости. Иногда приходится держать обидчика отдельно от остальных лошадей. Для обеспечения безопасности человека и других лошадей нужно физически контролировать такую лошадь во время ухода и совершения с ней иных манипуляций.

Проявление жеребцовской агрессивности у кобыл связано с повышенным уровнем тестостерона[45]. Причиной такой гормональной дисфункции могут оказаться опухоли яичников. В подобных случаях необходимо хирургическое вмешательство, но иногда установить причину гормональных расстройств и вылечить их не удается.

Если известно, что лошадь ведет себя агрессивно по отношению к людям, целесообразно поддерживать соответствующий физический контроль над животным. Причин агрессии может быть несколько. Иногда такое поведение вызвано хронической болью (навикулярный синдром и т.д.). Эта разновидность агрессии вызвана постоянным раздражителем. В случае перенаправленной агрессии лошадь по какой-то причине не имеет возможности направить агрессию на объект, который непосредственно вызывает ее, и тогда она может излить ее на других лошадей или человека. Когда таким способом лошадь пытается проявить доминантность над человеком, ее следует немедленно наказать. Тогда лошадь поймет, что ее агрессия неуместна, и она не может доминировать над человеком. Иногда, напротив, лошади учатся вести себя агрессивно благодаря человеку (выученная агрессия). Например, они могут научиться щипаться из-за того, что человек дает им из рук сахар.

Членовредительство у лошадей может быть следствием невритов, аллергии и воздействия раздражителей на кожу (когда лошадь кусает или трет участок кожи, пока на нем не появляется ранка). Кроме того, оно может возникнуть в результате чрезмерных нагрузок и в стрессовой ситуации. Такое поведение более характерно для жеребцов, чем для меринов и кобыл[46]. Была обнаружена наследуемость этой дурной привычки[47]. В экстремальных случаях лошади наносят себе серьезные укусы в бока и грудь. Как и в других случаях, терапия должна быть направлена на выявление причин и факторов, провоцирующих приступы. Соответственно, могут быть назначены рутинные упражнения, специальные программы тренировок, физическое ограничение или медикаментозное лечение[48].

[43] Line и др. 1985; Beaver 1986.
[44] Aronson 1998.
[45] Cougouill-Geauffreteau и др. 1981; Beaver & Amoss 1982.
[46] Houpt & Kusunose 2000.
[47] Dodman и др. 1994.
[48] Beaver 1986.

# 20 Коммуникативное поведение



В повседневной жизни лошади постоянно обмениваются сигналами, передающими разнообразную информацию. Это могут быть сообщения о намерениях, текущей деятельности, социальном статусе, настроении и эмоциях, физическом состоянии, персональные данные, предупреждение об опасности или о других событиях, происходящих вокруг. Зачастую лошади подают такие сигналы подсознательно; несмотря на это, если другое животное получило и интерпретировало сигнал, общение состоялось. В свою очередь получатель может подавать ответные сигналы, относящиеся к полученной информации, и общение становится двусторонним. Как правило, обмен информацией происходит между лошадьми; однако возможно общение и с другими видами животных, в т.ч. с человеком. Коммуникационный обмен является жизненно важным для социальных взаимоотношений и жизни внутри группы лошадей, а также для взаимоотношений лошади с человеком.

Коммуникативные сигналы могут быть визуальными, акустическими, тактильными и химическими. Часто используется не один, а несколько типов сигналов. Степень выразительности зависит от уровня стимуляции и ситуации. Функции, которыми наделяются сигналы, как правило, зависят от контекста окружающей среды и реакций передатчика и получателя сигналов.

## Визуальные выражения

Для подачи визуальных сигналов лошади используют разные части своего тела, которые могут двигаться одновременно (совместно) или по отдельности (например, движения головой), а также только небольшой частью (сигналы ртом). Часто используются движения головы и конечностей, которые обыкновенно сопровождаются изменением положения ушей,



головы и шеи, а также мимикой[1]. Длинная челка, грива, хвост и щетки усиливают визуальные сигналы. Они могут быть совсем слабыми, еле заметными и даже вообще невидимыми для человека и, наоборот, чрезвычайно яркими и экспрессивными. Способность лошадей улавливать и использовать даже малейшие визуальные сигналы доказывает часто цитируемая история об Умном Гансе, чьи интеллектуальные способности зависели от того, насколько он был способен прочитывать ответы по жестам стоящих рядом людей[2].

## Жестикуляция с помощью тела и конечностей

Поза и общее положение тела даже без дополнительных деталей в виде мимики и движений дают возможность судить о настроении и физической кондиции лошади. Положение ног, так же как головы, шеи и хвоста – все это является понятными сигналами. Если лошадь испытывает хроническую боль, положение ее тела даст об этом знать; распределение веса на конечности будет заметно изменено, уши, шея и хвост опущены.

В коммуникации, как правило, задействованы движения конечностей. Например, намерение ударить или отбить является типичным примером агонистического поведения. Лошадь может внезапно угрожающе поднять ногу и зафиксировать ее на несколько мгновений. Иногда удар и лягание осуществляется путем приподнимания одной или пары конечностей; в большинстве случаев движение сдерживается и физического контакта не происходит. Такие движения служат как для атаки, так и обороны и нацелены на то, чтобы обратить оппонента в бегство.

Топанье и копание также являются проявлением кризисного поведения. Резкий звук, сопровождающий контакт копыта с землей, усиливает эффективность визуального сигнала. Если во время еды лошадь увидит, что ее окружают сородичи, она, не отрываясь от приема пищи, может сильно топнуть задней ногой, выразив тем самым свой протест. Одна кобыла, которая ела ветки, оставшиеся после обрезки кустов, периодически била ногой по земле, когда вокруг нее толпились лошади. Мерин, поедавший овес из кормушки на пастбище, аналогичным способом отгонял от себя приближающихся телят. Наблюдатель пришел к выводу, что топанье в таком случае является сигналом, сообщающим о намерении лягнуть[3].

Если во время подготовки к езде верхом лошадь закладывает уши и сильно бьет по земле передней или задней ногой, это говорит о ее протесте и неудовольствии. Лошади часто топают и приподнимают заднюю ногу, если в области живота и боков их что-то тревожит, например насекомое; в таком случае

[1] [illegible] 1972, Dark 1975, Shafer 1975
[2] Pfungst 1907
[3] Odberg 1973

они могут стукнуть себя задней ногой по животу. Эти жесты могут служить предупредительным сигналом, который кобыла подает жеребенку или ветеринару о том, что ее что-то раздражает.

Копание ногой часто используется как визуальный сигнал. Движение может быть разным по силе, эффект усиливается звуком удара копыта о землю. Было обнаружено, что копание, будучи замещающим действием, является разновидностью кризисного поведения. Например, лошадь может копать, 1) если она видит корм, но не может до него добраться; 2) когда во время еды за лошадью наблюдают посторонние; 3) лошади копают в предвкушении движения, например при ожидании старта на скачках или когда их должны выпустить; 4) иногда копают жеребцы, которых ведут на случку с кобылами, во время задержки[4]. Исследователь предположил, что таким способом лошадь дает знать о своем желании или потребности[5]. Копая передней ногой, они могут доставать что-либо из-под земли или снега, пробовать предмет на ощупь, убирать что-то, закрывающее интересующий лошадь объект, и в то же время информировать об этом окружающих. Копание часто предшествует валянию. Кроме того, этот жест может свидетельствовать о дискомфорте, испытываемом лошадью, например во время родов и отхождения последа. Лошади могут научиться копать специально, что часто делают попрошайничающие или цирковые лошади, у которых подкрепление привело к развитию навыка.

Дополнительное движение ног может иметь значение сигнала. Беспрестанное переступание передними ногами – это признак беспокойства, который может перерасти в привычку, известную как медвежья качка. Лошади, которых всадник ограничивает и не дает двигаться вперед, начинают топтаться на месте. Для всадника это движение ощущается как по большей части тактильное, в то время как для наблюдателя это выраженный визуальный сигнал. В высшей школе на основе такого движения ставится пиаффе.

Двигательная активность бывает очень выразительной. Например, нервная лошадь исследует подозрительный объект, двигаясь в его направлении короткими репризами рыси, при этом слышны звуки ударов копыт о землю. Если одно животное, испугавшись, обратится в бегство, его соседи, заметив резкие движения, последуют за ним. И наоборот, расслабленное положение тела, а также неторопливые движения сигнализируют об отсутствии тревоги и действуют успокаивающе.

Дополнительные визуальные сигналы (мимика, движение хвостом) сопровождают двигательную активность и окончательно проясняют, что лошадь хочет сообщить. Это становится очевидным, например, когда жеребец приближается к потенциально рецептивной кобыле. Его шея высоко поднята, голова изогнута, уши подняты торчком, хвост приподнят, движения упругие.

[4] Ödberg 1973.
[5] Maday 1912.



Приближаясь, лошади часто кивают головой. Так, жеребцы кивают, подходя к кобылам. Жеребята тоже часто двигают головой вверх-вниз, энергично подбегая к матерям.

Движения головой и шеей из стороны в сторону во время качки являются типичным визуальным сигналом. Поскольку медвежья качка развивается из-за пространственного ограничения, лошадям этот сигнал ничего не сообщает. Однако человека такое поведение должно насторожить и побудить к пересмотру условий содержания лошади.

## Мимика

Выражение морды в первую очередь зависит от изменения положения и ориентации ушей и глаз, затем губ, челюстей и век, формы ноздрей, контуров кожи морды, особенно в углах губ, вокруг глаз и ноздрей. Некоторые выражения связаны с определенными ситуациями: например, расширение ноздрей обычно связано с принюхиванием и глубоким дыханием. После смерти наступает спад тонуса лицевых мышц (см. рис. 20.1), вследствие чего наблюдается отсутствие выражения, по контрасту с разнообразной мимикой, свойственной живой лошади.

Для классификации разнообразных мимических выражений, жестов и движений, которые лошади совершают головой с целью передать визуальные сигналы, удобно разбить их на несколько типов. Автор со своими студентами рассмотрел следующие выражения[6]:

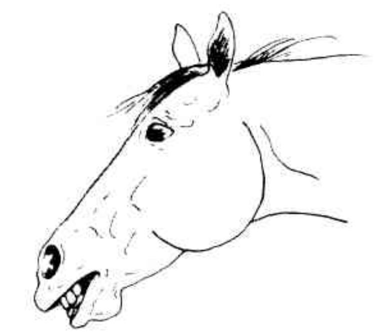


**Рис. 20.1**. Бесстрастная морда мертвой лошади – для сравнения с многочисленными и разнообразными выражениями живых лошадей. (Dark 1975)

[6] Dark 1975; Waring & Dark 1978.

– дремота и сон;
– внимательная сосредоточенность по направлению вперед;
– щелканье;
– сосредоточенность вбок;
– внимание, направленное назад;
– тревога;
– агрессия;
– чувственное удовольствие;
– флемен;
– зевота.

В статье[7] приведены более подробные детали.

Выражения во время дремоты и сна различаются степенью прикрытия глаз и отвисания нижней губы (рис. 20.2). Когда лошадь успокаивается и переходит из тревожного состояния в состояние дремы, ее глаза прикрываются, а тело расслабляется. Уши продолжают вращаться и улавливать звуки, остальные же движения становятся редкими. По мере того как лошадь засыпает, ее шея продолжает расслабляться и занимает горизонтальное положение. Уши тоже становятся менее напряженными, занимают боковую позицию и прекращают двигаться. У некоторых лошадей нижняя губа заметно отвисает, отделяясь от верхней губы. Лошадь может дремать как стоя, так и

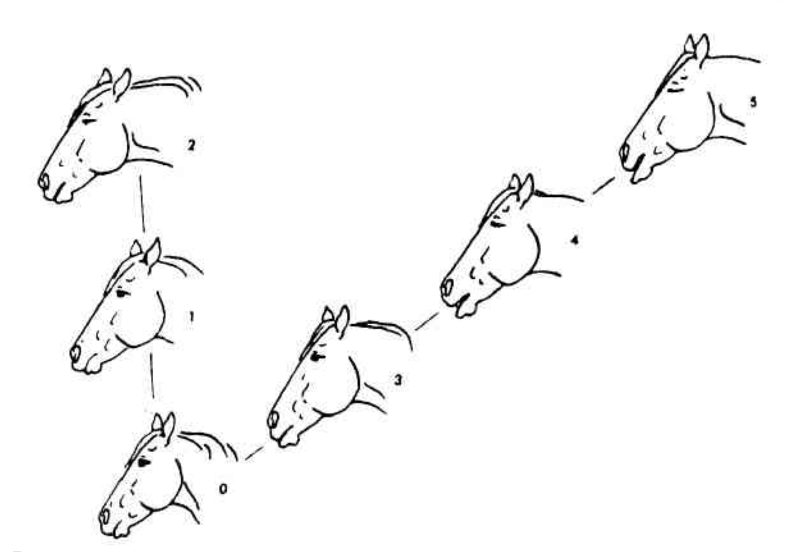



**Рис. 20.2.** Выражения дремоты и засыпания: У некоторых лошадей по мере погружения в сон нижняя губа «отваливается». (0-3-4-5) (Waring & Dark 1978)

[7] McDonnell & Haviland 1995.






**Рис. 20.3.** Внимание направлено вперед. (Waring & Dark 1978)

0 и 0-5 Лошадь насторожилась, стоит или двигается
0-1-2-3-4 Исследование и манипуляции с каким-то объектом, лежащим перед ней на земле
4-3-2-1-0 Лошадь оторвалась от еды и осматривает окрестности
0-5-6-1 и 0-1 Осмотр, например, приветствие нос к носу или лошадь побуждают поднять голову действием чумбура
0-5-6-7 Сексуально возбужденный жеребец или лошадь после воздействия недоуздком
0-8-9-9-10 и 0-8-11-12 Лошадь энергично движется (часто с приподнятым хвостом)
8-9-10 Лошадь активно избегает какого-то объекта перед собой или на земле; лошадь уступает дорогу
0-8-11-12 Лошадь готовится совершить прыжок

в положении лежа на груди. Если она засыпает на боку, глаза закрываются, и наступает полное расслабление. Периоды медленного сна перемежаются фазами парадоксального сна, во время которого лошадь может двигать конечностями, и у нее может меняться выражение морды. Когда в социальной группе одна из лошадей начинает дремать и засыпать, остальные члены тоже расслабляются, следуя ее примеру.

Выражения при внимании, направленном вперед, характеризуются тем, что лошадь ориентирует органы восприятия перед собой, чтобы улавливать визуальные, слуховые, обонятельные и иногда тактильные воздействия (рис. 20.3). Уши подняты и развернуты вперед. Глаза направлены перед

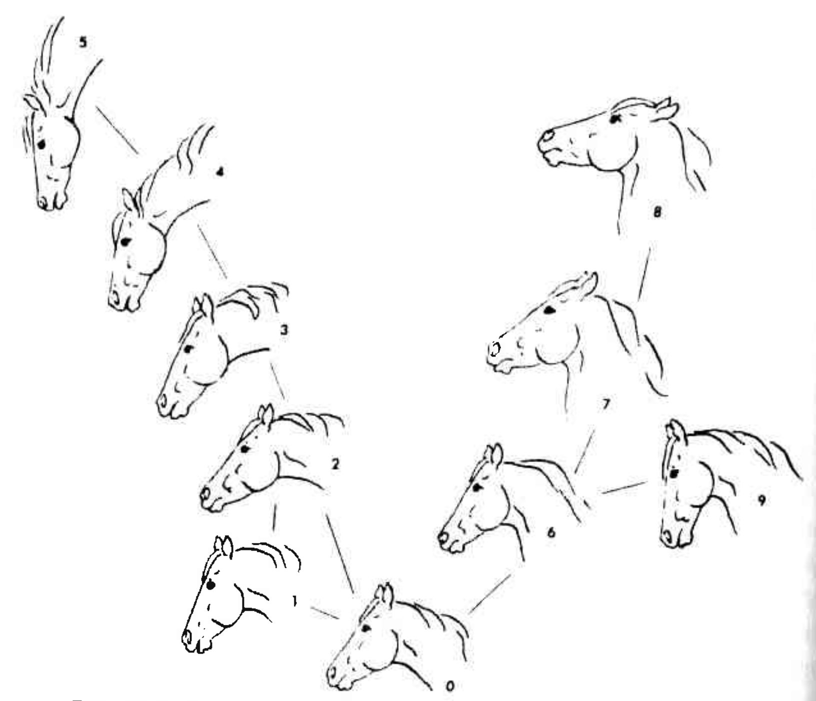



**Рис. 20.4.** Лошадь настороженa вбок. (Waring & Dark 1978):

0-1-2-1 Лошадь расслабленно идет; лошадь встряхивается.
0-2-3-4-5 Опускание головы, когда лошадь спокойно пасется; движение повторяется в обрат-ной последовательности во время пауз
0-6-7-8 Игровая драка, оппонент находится спереди, голова и шея драчунов могут войти в контакт
0-6-9 Покорная лошадь под всадником

собой, так что усиливают поле бинокулярного зрения, находящееся перед ней. Угол шеи и головы регулирует положение сенсорных рецепторов. При-подняв шею и согнув голову, лошадь исследует удаленные от нее объекты. При осмотре ближайших объектов лошадь вытягивает шею и голову. Ноз-дри умеренно расширяются, особенно во время обнюхивания. Рот, как пра-вило, закрыт.

Выражения, когда внимание лошади привлечено вбок, характеризуются общим расслаблением, ее глаза и обычно уши ориентированы в эту сторону (рис. 20.4). Сенсорные рецепторы, если не направлены на что-то особенное, находящееся сбоку, могут не фокусироваться на чем-то конкретном. Неред-ко кажется, что лошадь ни на что не обращает внимания. Лошадь может стоять или двигаться; часто лошади в расслабленном состоянии под всад-ником или при осуществлении рутинного ухода могут демонстрировать та-кие выражения.



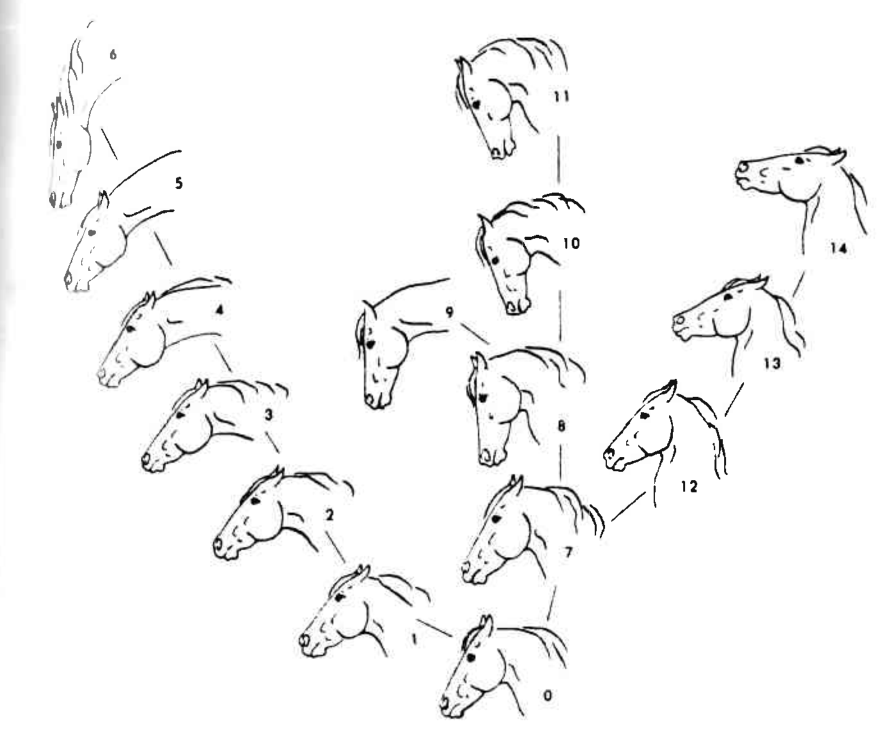



**Рис. 20.5.** Внимание лошади обращено назад. (Waring & Dark 1978):

6-5-4-3-2-1-0 Так поступает пасущаяся лошадь, когда кто-то приближается к ней сзади.
0-1-2-3 Лошадь натолкнулась на преграду.
3-4-5 Лошадь испытывает дискомфорт или изнурена.
4-5 Во время сильной непогоды лошади опускают голову вниз.
0-7-8-9 Лошадь пытается вырвать у всадника повод, чтобы ослабить давление на рот.
8-10-11 Такие движения лошадь делает, когда повод слишком затянут, и она не мо-жет приподнять голову.
0-7-12-13-14 Вариации тряски головой, закидки, лошадь застопоривается, упирает-ся — результат грубых действий со стороны всадника

Выражения, когда внимание лошади сосредоточено назад, характеризу-ются тем, что глаза и обычно уши разворачиваются соответственно, чтобы наблюдать в указанном направлении (рис. 20.5). Рот, как правило, закрыт, если только лошадь не издает звуков или на него не воздействуют удилами. Подобное выражение можно наблюдать не только в ситуации, когда лошадь наблюдает за чем-то позади, а голова ее направлена вперед, но и в случае, когда лошадь находится в состоянии стресса, испытывает неудобство или тревогу в отношении всадника.

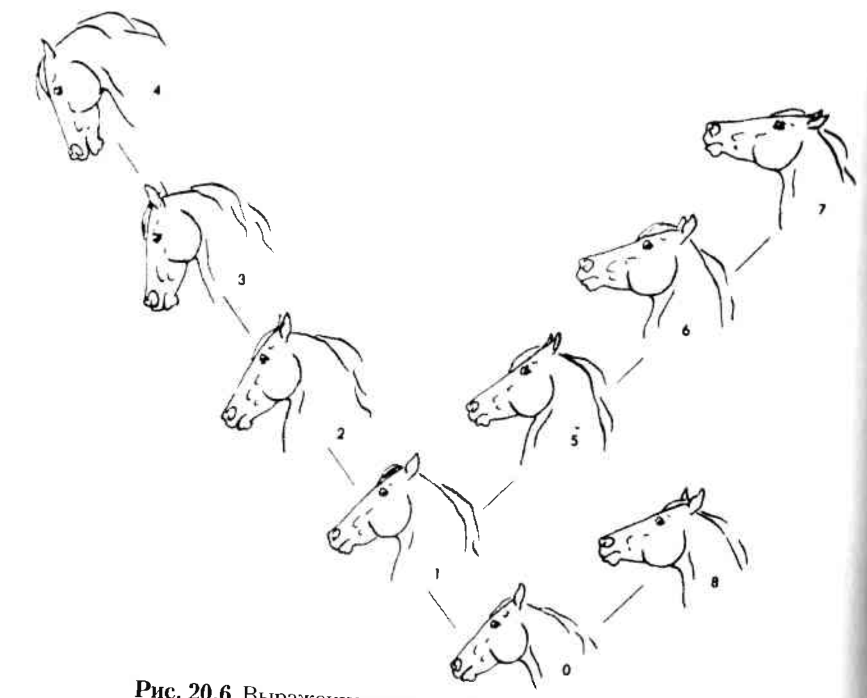


**Рис. 20.6**. Выражение тревоги. (Waring & Dark 1978):
0-1-2-3 Испуганная лошадь в движении.
0-1-2-3-4 Всадник грубо обращается с лошадью, в то время как специальные приспособления ограничивают ее движения и не дают ей приподнять голову.
0-1-5-6-7 Пугающий объект находится рядом или под лошадью.
0-8 К лошади приближается подозрительный объект

Выражения тревоги проявляются в том, что глаза лошади широко распахнуты, уши дергаются рывками, рот напряжен, ноздри расширены (рис. 20.6). Все тело натянулось как струна, это часто сопровождается дергающимися судорожными движениями. Иногда лошадь покрывается потом, у нее учащаются дыхание и сердцебиение. Степень тревоги может быть от небольшого проявления подозрительности и настороженности до панического бегства.

Лошадь демонстрирует агрессию, заложив уши назад и плотно прижав их к черепу (рис. 20.7). Глаза насторожены, открыты и направлены на объект, вызвавший агрессию. Ноздри, как правило, расширены и сдвинуты назад, так что вокруг их верхнего края образуются морщинки. Видна общая напряженность мышц тела, рот может быть приоткрыт. В экстремальных случаях лошадь показывает зубы, угрожая укусить. При демонстрации укуса, угрозы укуса или змееобразного движения шеей она опускает и вытягивает шею и голову. Выражения агрессии могут иметь разную степень и демонстрируются в агрессивных конфликтах между лошадьми и находящимися поблизости другими животными.



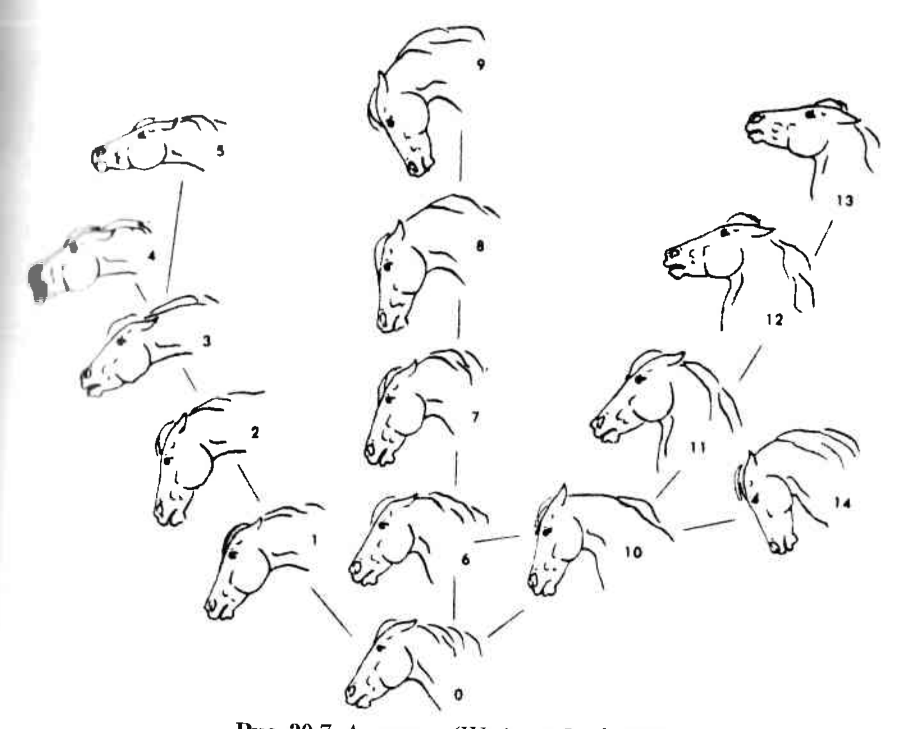


**Рис. 20.7.** Агрессия. (Waring & Dark 1978):
0-1-2-3-4 Выражение при укусе или угрозе укуса.
0-1-2-3-5 Лошадь отгоняет или преследует другую – часто при этом она совершает головой змееобразные движения.
0-6-7-8-9 Яростное сближение жеребцов.
0-6-10-14 Агрессия вызвана всадником; брыкание; сражение жеребцов.
0-10-11 Удар ногой или угроза.
0-10-11-12-13 Удар передней ногой, свечка, избегание; человек бьет лошадь по голове с земли хлыстом, дергает за недоуздок

Когда лошадь (сама по себе или при помощи других) находится в процессе поглаживания, почесывания или груминга, очень часто она высказывает признаки того, что получает настоящее удовольствие. Выражения чувственного удовольствия характеризуются вытягиванием и понижением верхней губы (рис. 20.8). Глаза направлены в сторону и могут быть слегка прикрыты; уши обычно поставлены вверх. По мере того как тактильные ощущения продолжаются, верхняя губа вытягивается все больше и быстро подергивается. Если верхняя губа при этом контактирует с каким-то предметом, то наблюдается трение этого предмета о дрожащую губу. Ноздри не расширяются, но подрагивают вместе с движениями верхней губы. Голова немного вытягивается и может быть повернута в сторону. Также

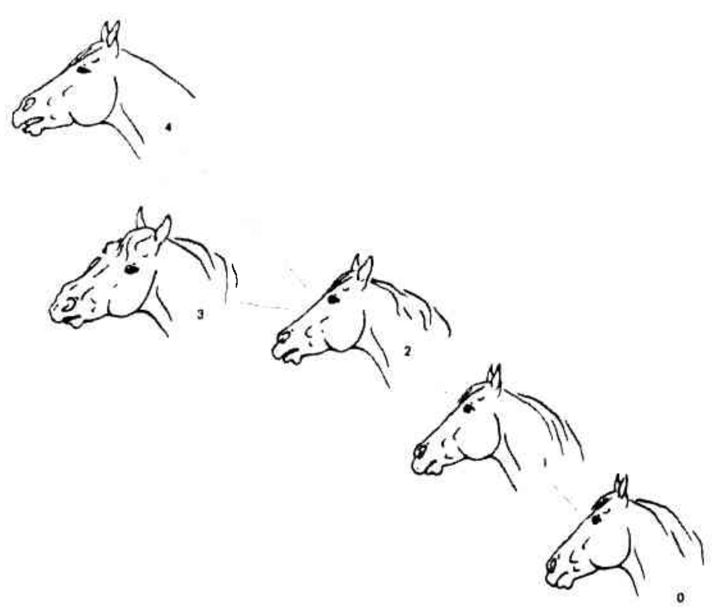



**Рис. 20.8.** Выражение чувственного удовольствия:
У лошади вытягивается и подрагивает верхняя губа.
В некоторых случаях голова может быть повернута в сторону. (Waring & Dark 1978)

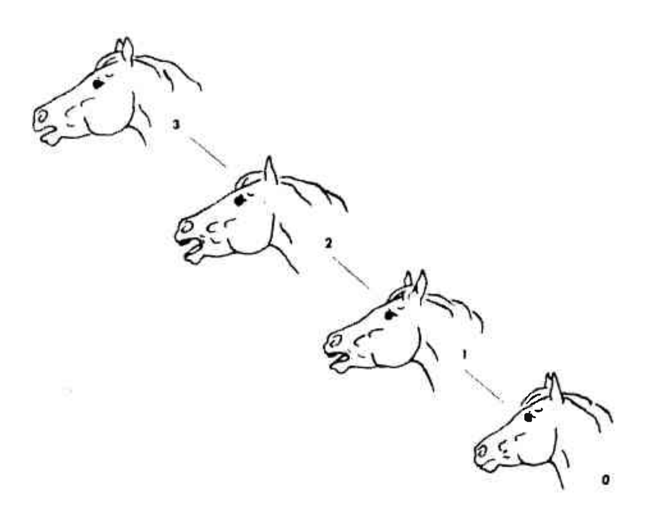



**Рис. 20.9.** «Щелканье» (Unterlegenheitsgebärde):
Выражение подчиненности, демонстрируемое лошадью. (Waring & Dark 1978)



наблюдаются бурное дыхание, стоны и лошадь может наклоняться в сторону воздействующего стимула.

Выражение при «щелканьи» заключается в том, что лошадь вытягивает голову, рот слегка приоткрыт, углы губ оттянуты назад (рис. 20.9). Челюсти двигаются вертикально, совершая серию жевательных движений. Рот при этом обычно не закрывается. Возможен клацающий или сосущий звук. Губы не соприкасаются, в некоторых случаях видны только нижние резцы. Молодые лошади демонстрируют такое выражение по отношению к старшим и доминантным лошадям, когда они встревожены их нахождением поблизости. Подобную реакцию может вызвать появление поблизости человека, коровы или какого-нибудь другого крупного животного. Уши могут занимать различное положение, чаще они расставлены вбок, глаза ориентированы на объект, которому адресуется «щелканье». Таким образом выражается подчинение.

## Хвост и другие жесты

Хвост лошади часто сопровождает мимику и движения шеи, головы и конечностей (рис. 20.10). Более того, выразительность хвоста может быть самодостаточной, например, приподнятый и смещенный вбок хвост у кобылы в эструсе свидетельствует о ее готовности принять жеребца. Когда лошадь расслаблена, ее хвост спокойно висит. Лошадь с силой прижимает хвост к задним ногам, если, например, она встает задом к сильному ветру во время плохой погоды; демонстрирует высшую степень подчинения; сильно испугавшись, спасается бегством. По мере ускорения и увеличения амплитуды взмахов хвост, слегка изогнувшись, может приподняться до уровня спины и выше. Во время мощного и оживленного движения репица хвоста может встать практически вертикально; длинные волосы при этом будут эффектно развеваться. Исследователи пришли к выводу, что когда лошадь намеревается двигаться быстрее, она приподнимает хвост, и, наоборот, опускание хвоста говорит о намерении замедлить движение[8].

Когда лошадь ведет себя агрессивно, репица становится жесткой, хвост вытягивается назад и слегка приподнимается. Лошадь сбрасывает с задней части тела насекомых, обмахиваясь хвостом. Энергичные движения хвостом из стороны в сторону, иногда с вертикальным взмахом, говорят о том, что лошади что-то досаждает, и она готовится лягнуть или взбрыкнуть. Во время совокупления хвост жеребца приподнят и ритмически сгибается в вертикальной плоскости, когда происходит эякуляция. Перед дефекацией хвост приподнимается. Кобылы поднимают хвост и отводят

[8] Kiley-Worthington 1976




**Рис. 20.10.** Движения хвоста. (Waring & Dark 1978).

0 Расслабленная позиция в стоячем положении.
1-2-3-4-5 Ускоряющееся движение от медленного шага к более оживленному аллюру с легкими прыжками.
0-1-2-6 Движения перед дефекацией.
1-2-6-7 Кобыла в эструсе во время мочеиспускания и перед совокуплением.
1-2-6-8-9 Отмахивание от насекомых; перед тем, как лягнуть или брыкнуть. Если лошадь ведет себя агрессивно, хвост будет двигаться рывками более яростно.
1-2-6-10-11-12 Сильное возбуждение, обычно сопровождается фырканьем и храпом на энергичной рыси или галопе.
2-6-10-11 Так держат хвост жеребцы во время садки и копуляции.
0-13-14-15 Агрессия, тревога; лошадь недовольна всадником или ухаживающим за ней человеком.
0-16-17 Крайняя степень подчинения, испуга, продолжительной боли; лошадь стоит задом к ветру во время непогоды

его в сторону во время мочеиспускания и совокупления. Когда жеребец мочой метит кучу навоза, он поднимает хвост выше, чем при обычном мочеиспускании.

Несмотря на то, что движения головы, ног и хвоста используются в качестве сигналов, выражающих сексуальную заинтересованность, необходимо упомянуть и дополнительные визуальные сексуальные сигналы. Кобыла часто «мигает» вульвой, демонстрируя непигментированные слизистые и клитор. В совокупности с приподнятым хвостом такой сигнал говорит жеребцу о



ее рецептивности. Аналогично этому эрекция пениса у жеребца говорит о его готовности.

Помимо движений хвоста и конечностей, лошади реагируют на насекомых и прочие внешние раздражения подергиванием и потряхиванием кожи. Если насекомые садятся лошади на морду, уши или шею, она периодически трясет головой. Локальное подергивание кожи особенно характерно для области плеч и передних ног. Лошадь встряхивается всем телом после валяния и расседлывания. Пока неизвестно, используют ли лошади подобные сигналы для коммуникации с сородичами.

## Акустические сигналы

Лошади издают разнообразные звуки. К голосовым сигналам относятся: визг, гогот, тихое ржание и стон. К неголосовым акустическим сигналам относятся: фырканье, храпенье, звуки удара копыт о землю, чмоканье ртом и подобные звуки, сопровождающие движения хвостом, потребление пищи, питье, груминг, встряхивание, клацанье, кашель, испускание газов и хлопанье препуция. Голосовые и некоторые неголосовые акустические сигналы используются в общении. Для иллюстрации автор представляет звуковые спектрограммы, которые не были использованы в предыдущих работах[9].

### Визг

Это высокий звук, на спектрограмме явно выражена его гармоническая характеристика, базовая частота обычно приближается к 1 кГц и выше (см. рис. 20.11, *а*, *б*). Несмотря на присутствие более высоких частот, наибольшую силу он имеет до 4 кГц. Некоторые лошади визжат резче других. Эти единичные взвизгивания в кризисных ситуациях, вероятно, являются оборонительным предупреждением или угрозой по отношению к надоедливому сородичу или животному, провоцирующему лошадь. Лошади часто визжат во время конфликтов, например, при выяснении отношений между жеребцами; в ходе сексуальных контактов, когда кобыла протестует против домогательств жеребца, перед выкармливанием или на ранней стадии выкармливания жеребенка, из-за того, что кобыла испытывает дискомфорт от прикосновений к чувствительной области вымени. Продолжительность визга варьируется от 0,1 секунды до ≥1,7 секунды (см. табл. 20.1). Слабые протесты имеют меньшую продолжительность.

В начале визга рот закрыт, но потом углы губ могут подобраться назад. Как правило, рот не открывается, но иногда это происходит[10]. Визг может сопрово-

[9] Waring и др. 1975 & Klmpel 1977
[10] Kiley 1972, Stevenson 1975

**Таблица 20.1. Продолжительность звуков, издаваемых лошадьми.** (Waring 1971)

| Звук | Кол-во наблюдаемых лошадей | Диапазон, мс | Среднее арифметическое значение, мс | Среднее геометрическое значение, мс | Стандартное отклонение |
|---|---|---|---|---|---|
| Визг | 34 (7)* | 80–1720 | 870 | 760 | 340 |
| Гогот | 110 (8) | 250–1720 | 870 | 780 | 370 |
| Тихое ржание | 56 (13) | 500–3180 | 1500 | 1140 | 530 |
| Стон | 22 (4) | 60–1690 | 450 | 340 | 380 |
| Выдох | | | | | |
| Тревога | 20 (6) | 210–1190 | 470 | 420 | 270 |
| После обнюхивания | 12 (6) | 650–1330 | 910 | 890 | 210 |
| Фырканье | 25 (5) | 280–1680 | 900 | 810 | 410 |
| Храп | | | | | |
| До вдоха | 7 (3) | 340–460 | 390 | 390 | 50 |
| На выдохе | 5 (1) | 1040–1750 | 1380 | 1350 | 270 |

* Количество лошадей (американский сэддлбред), обеспечивающих образец.

ждаться вытягиванием и вертикальным или боковым сгибанием головы. В зависимости от ситуации громкость варьируется от тихого повизгивания, слышного всего за пару метров, до громкого пронзительного вопля, разносящегося на несколько сотен метров вокруг. Визг кобыл, сопровождающий их протесты против кормления новорожденного, тише, чем звуки, издаваемые при сопротивлении жеребцам.

Скорее всего, акустические характеристики визга уникальны для каждого индивидуума, и другие лошади могут воспринимать какую-то информацию об издающем сигнал, например, является он знакомым или чужим. Используя воспроизведение визга в полевых условиях, исследователи установили, что жеребцы охотнее приближались, услышав звук, издаваемый особями мужского пола, имеющими низкий статус, но проявляли мало интереса к визгу жеребцов, с которыми они никогда не встречались или встречались постоянно. В этом исследовании визг подчиненных жеребцов был короче и тоньше, чем доминантных[11].

[11] Rubenstein & Hack 1992



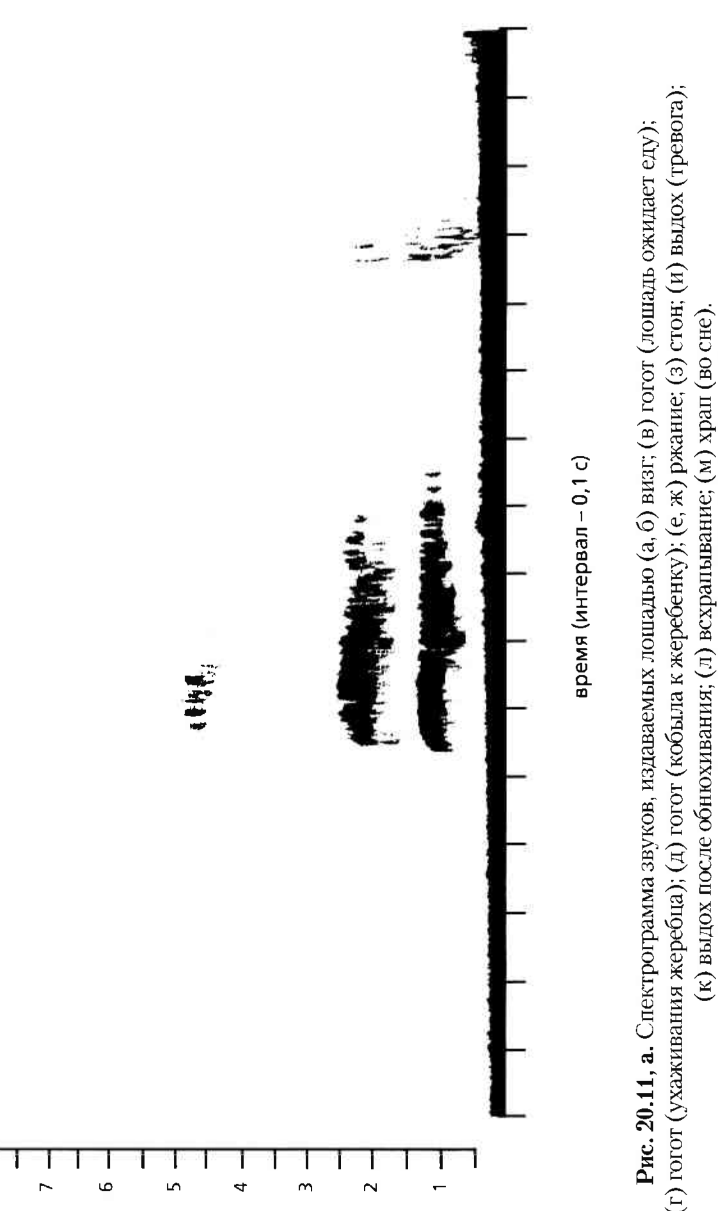



**Рис. 20.11, а.** Спектрограмма звуков, издаваемых лошадью (а, б) визг; (в) гогот (лошадь ожидает еду); (г) гогот (ухаживания жеребца); (д) гогот (кобыла к жеребенку); (е, ж) ржание; (з) стон; (и) выдох (тревога); (к) выдох после обнюхивания; (л) всхрапывание; (м) храп (во сне). Анализируемая полоса частот составляла 300 Гц. (Waring 1971).

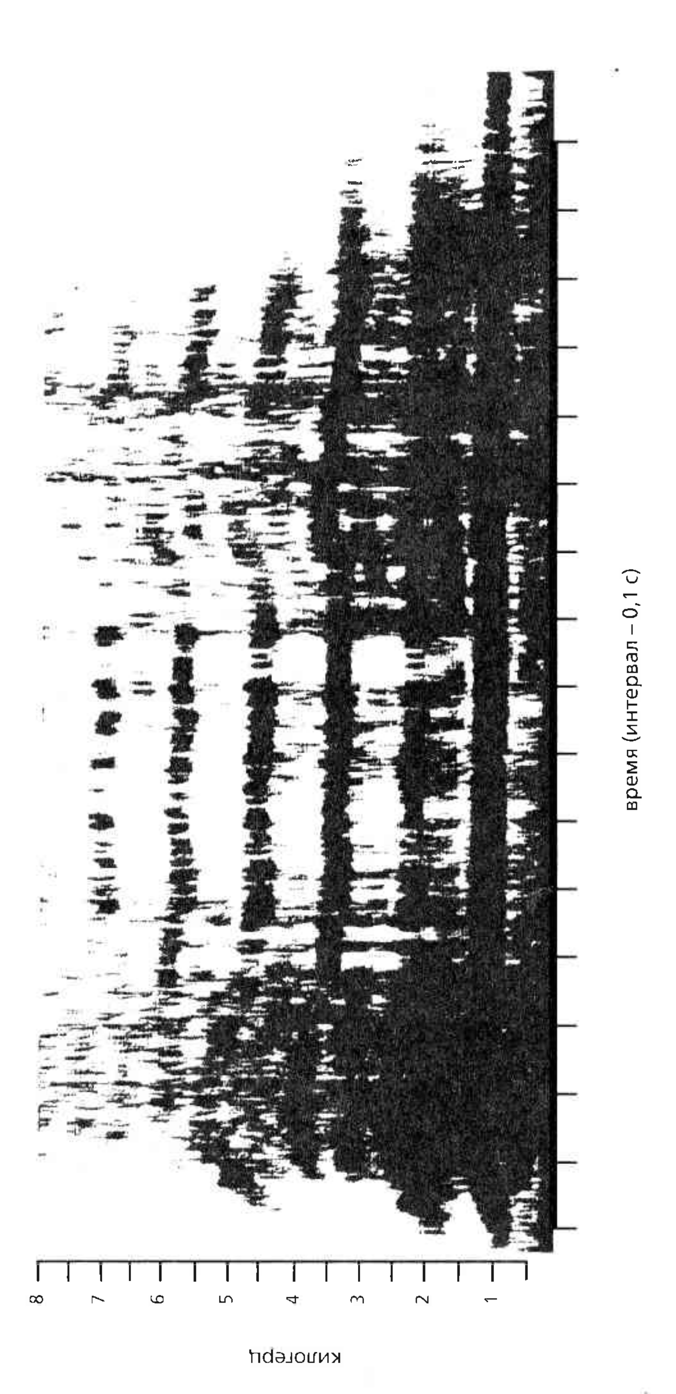



**Рис. 20.11, б.** Спектрограмма визга. (Waring 1971)



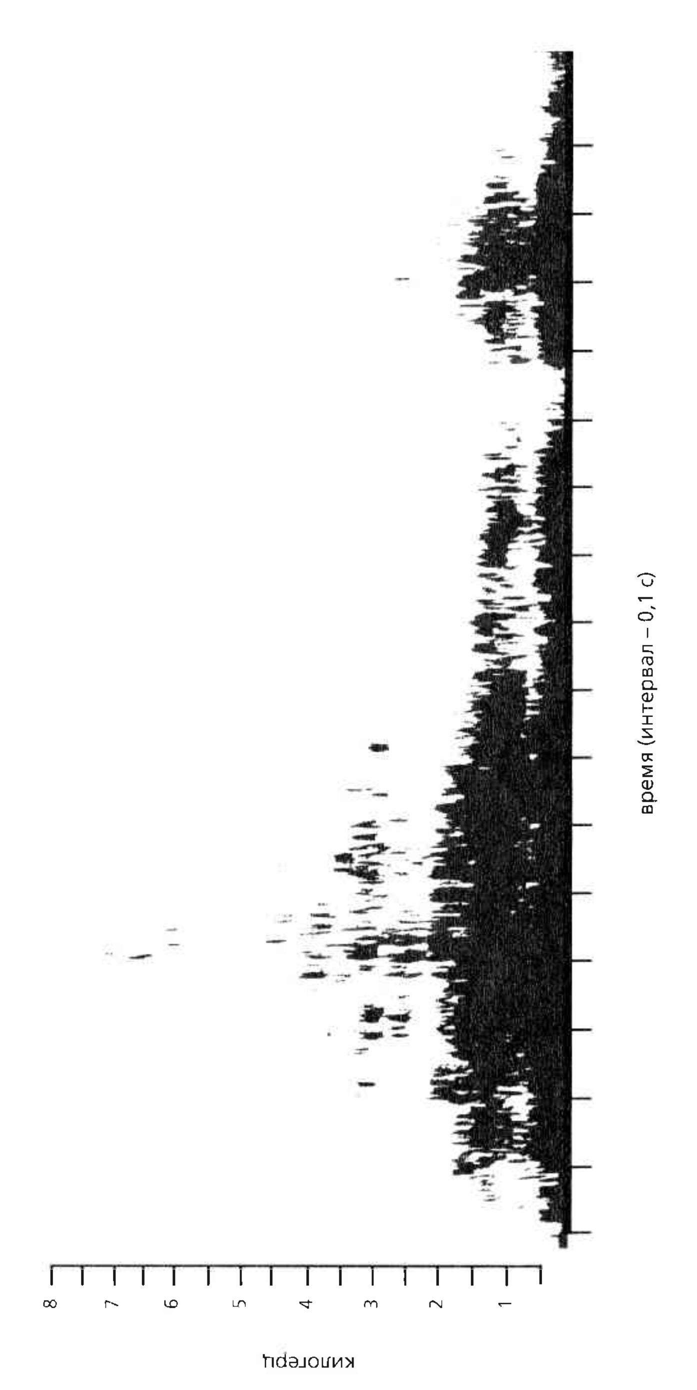



**Рис. 20.11, в.** Спектрограмма нетерпеливого гогота. (Waring 1971)

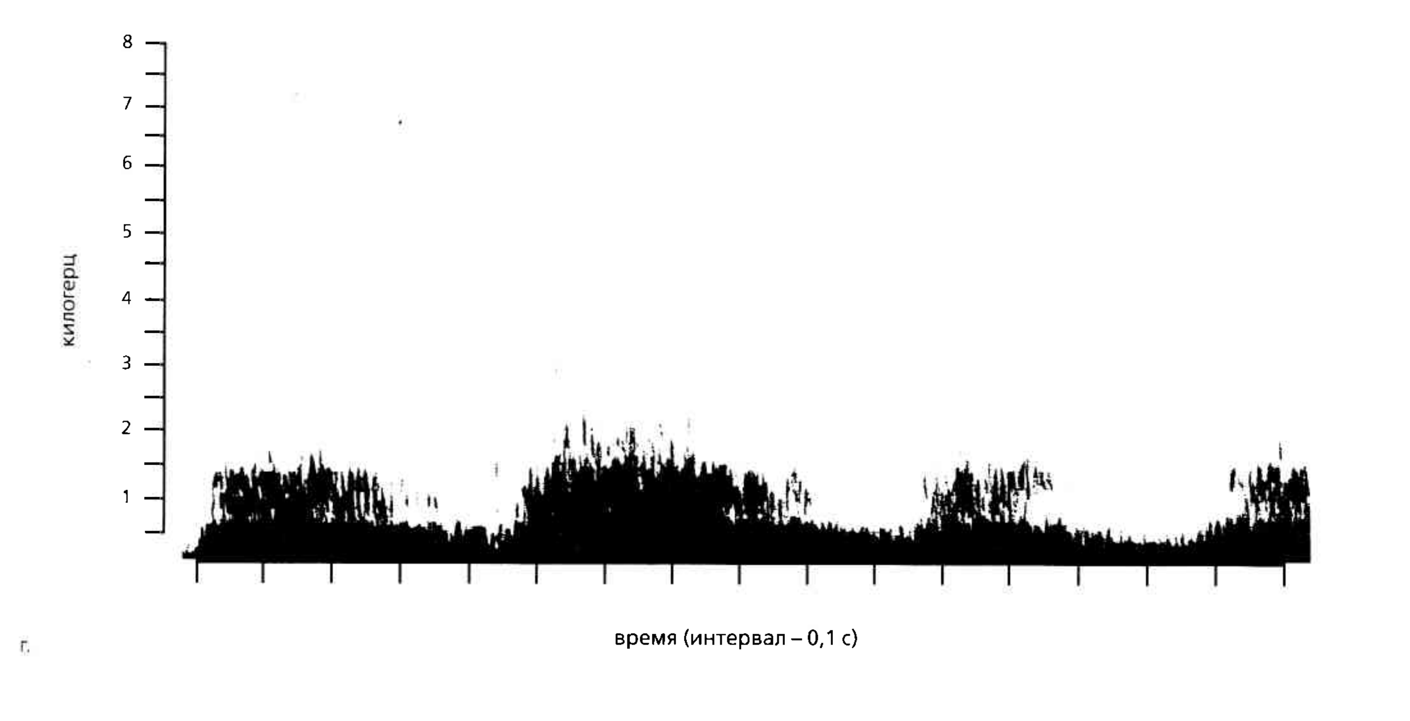



**Рис. 20.11, г.** Спектрограмма жеребцового гогота. (Waring 1971)



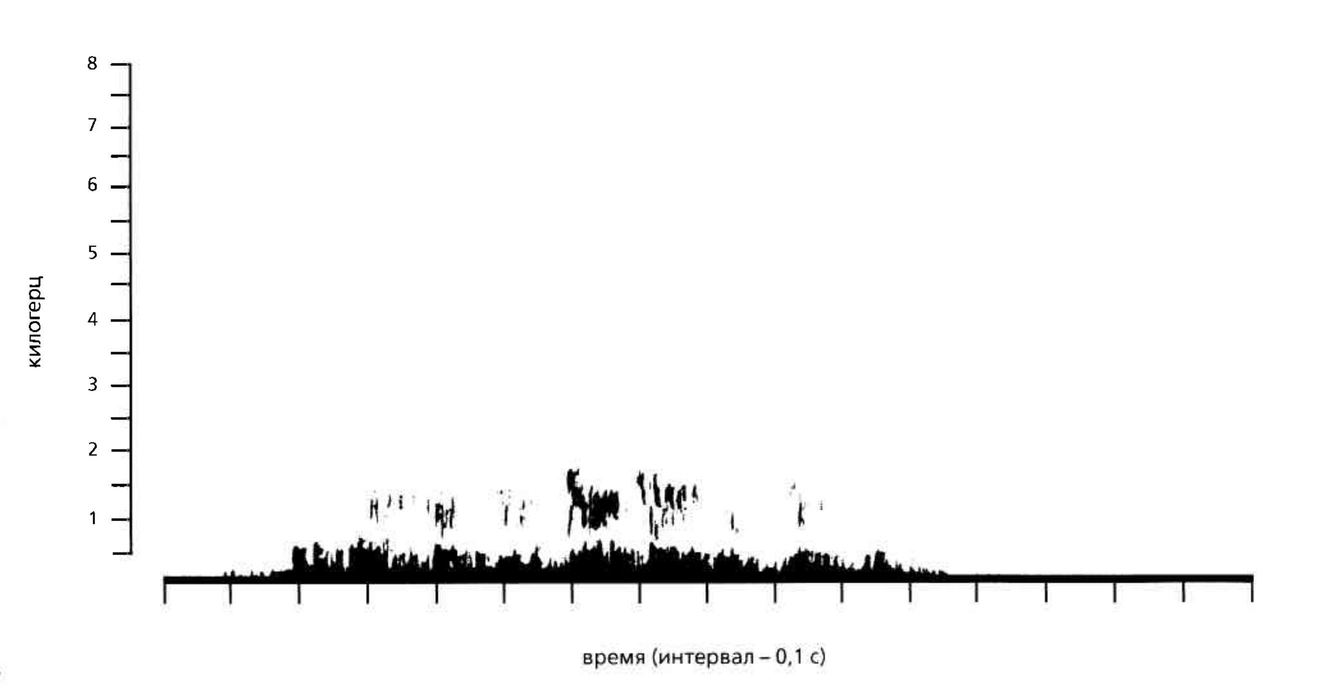





**Рис. 20.11, д.** Спектрограмма кобыльего гогота. (Waring 1971)

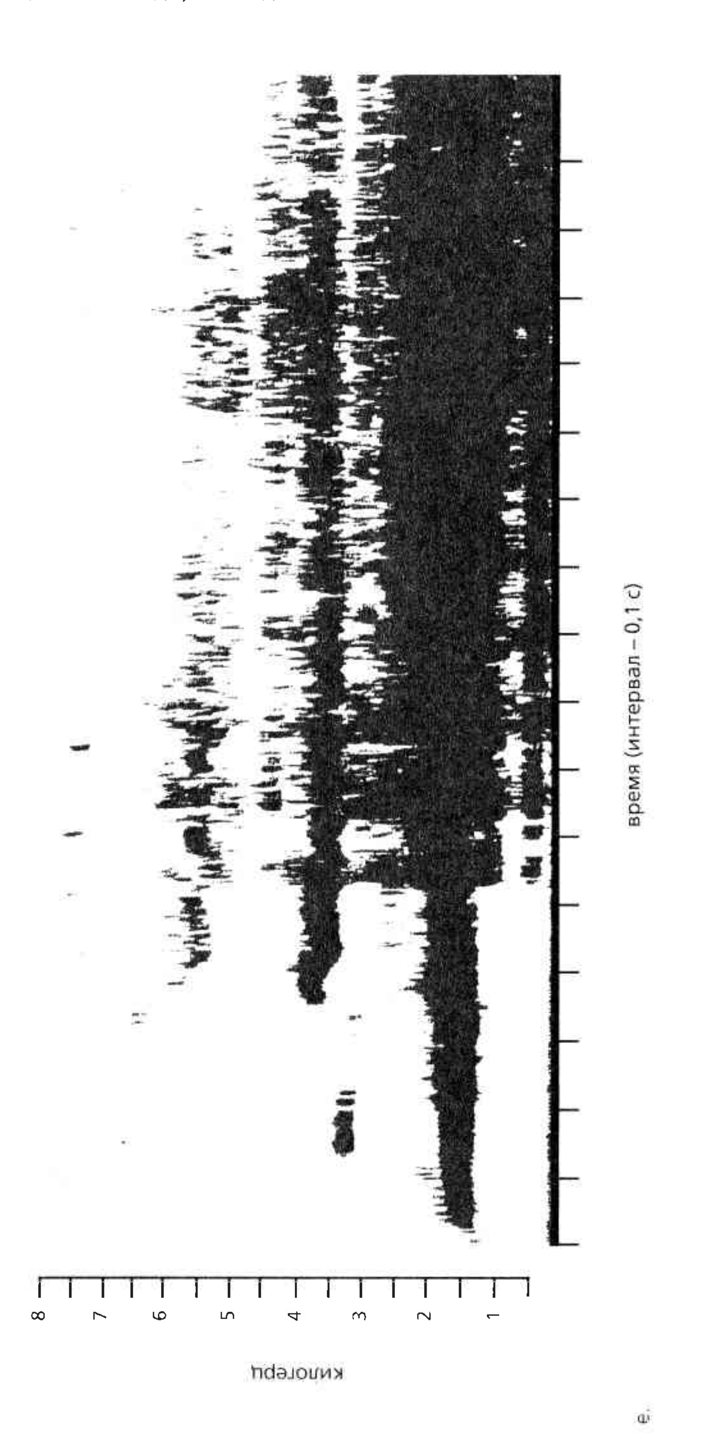



**Рис. 20.11, е.** Спектрограмма ржания. (Waring 1971)



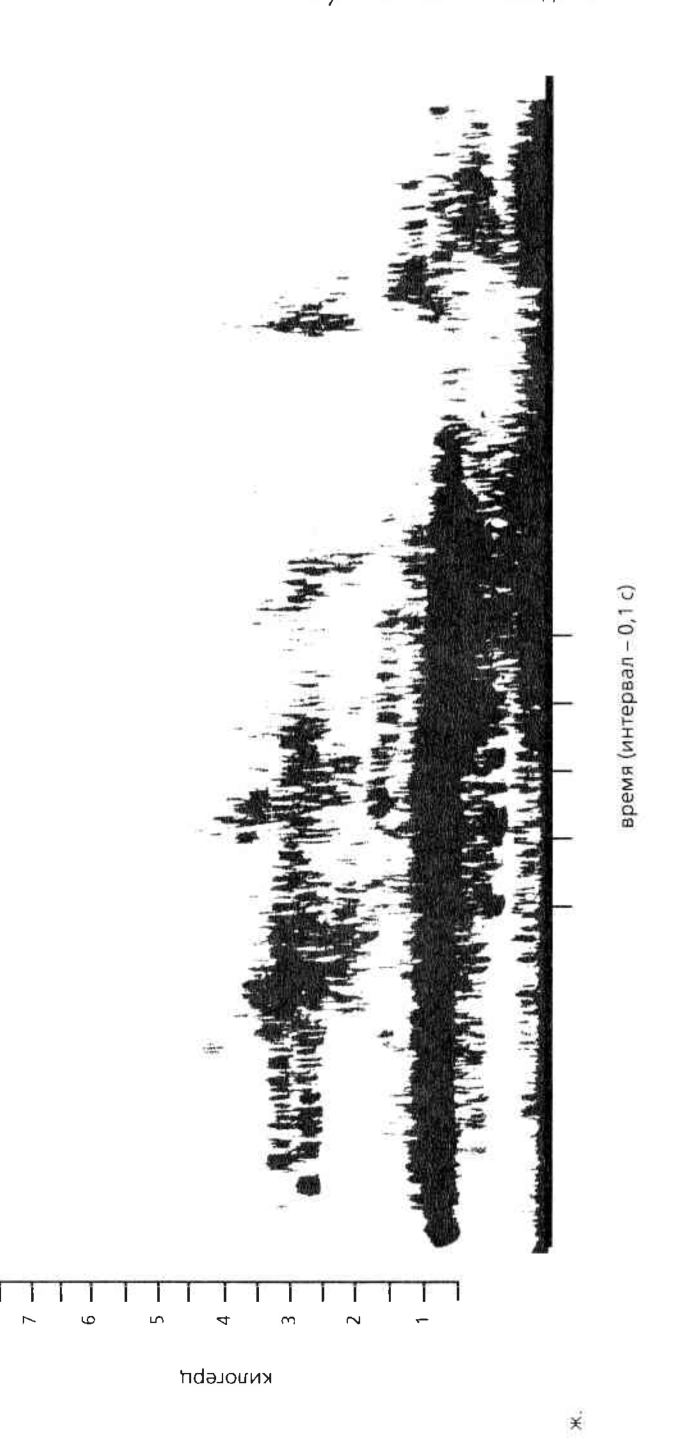




**Рис. 20.11, ж.** Спектрограмма ржания. (Waring 1971)

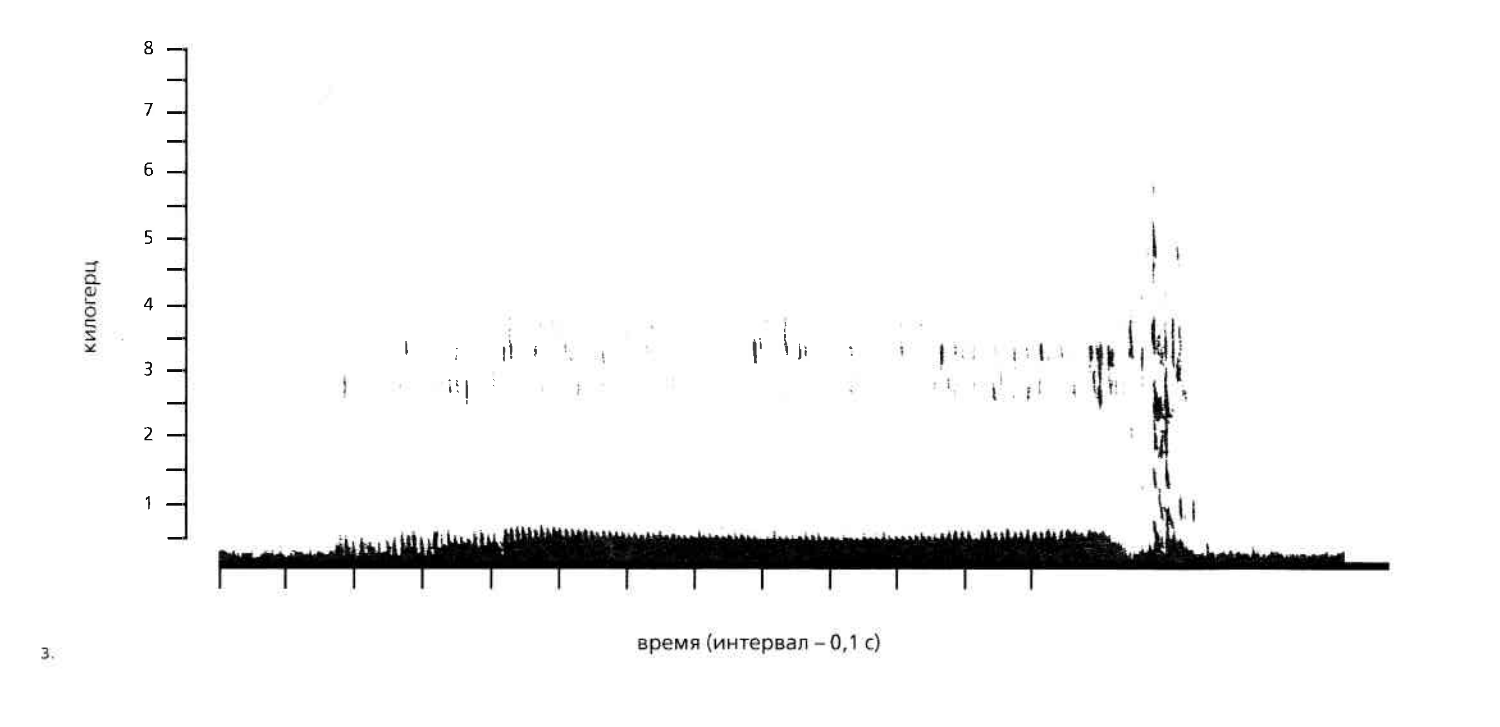



**Рис. 20.11, з.** Спектрограмма стона. (Waring 1971)



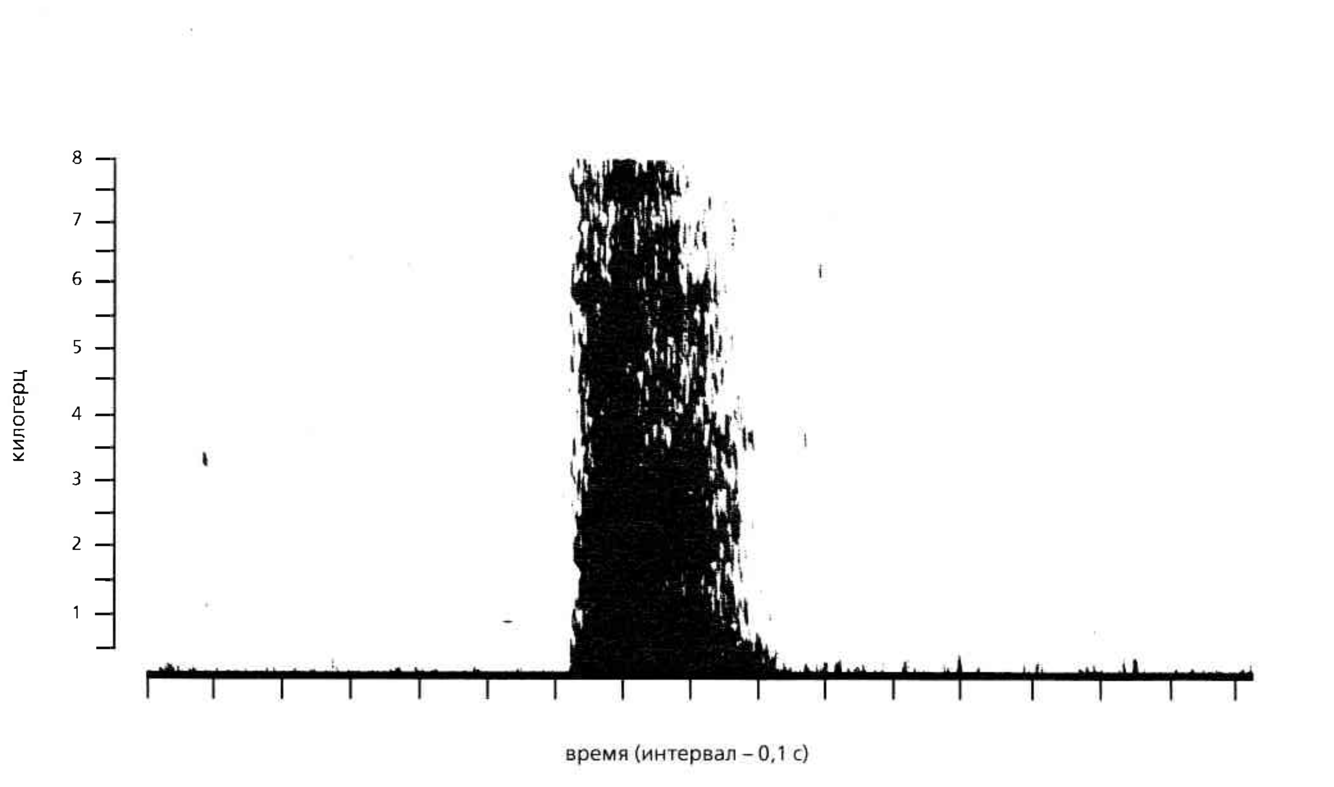




**Рис. 20.11, и.** Выдох после обнюхивания. (Waring 1971)

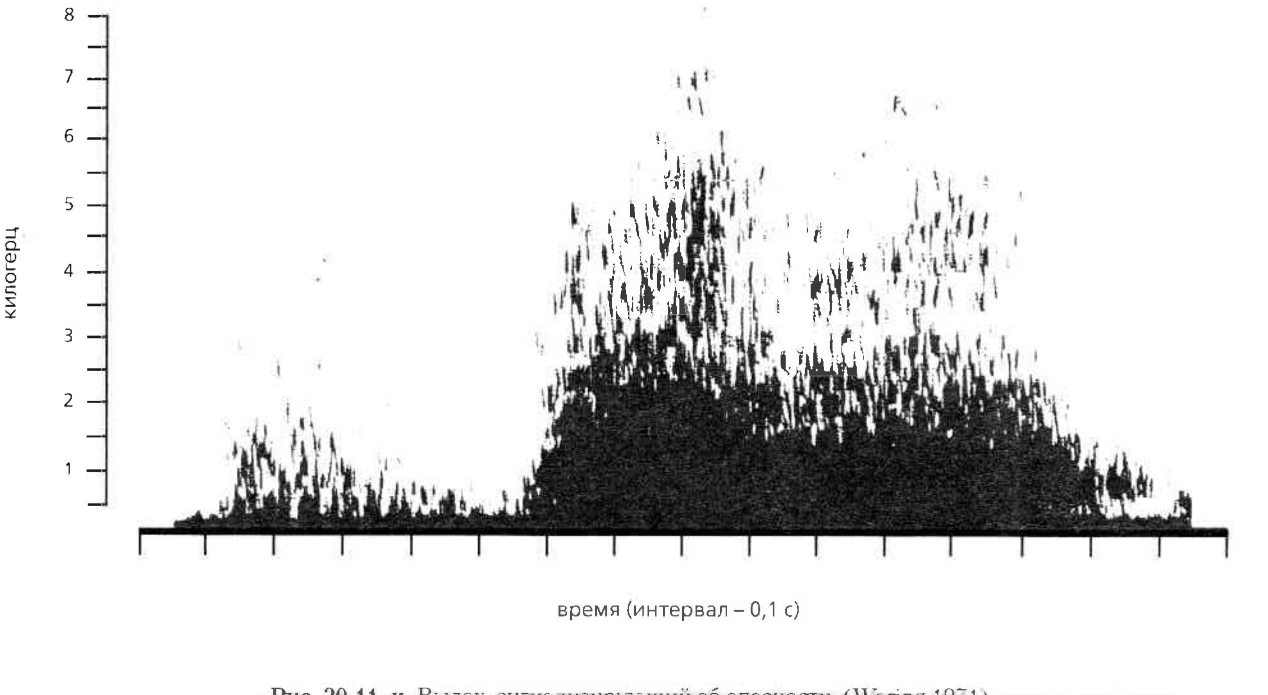
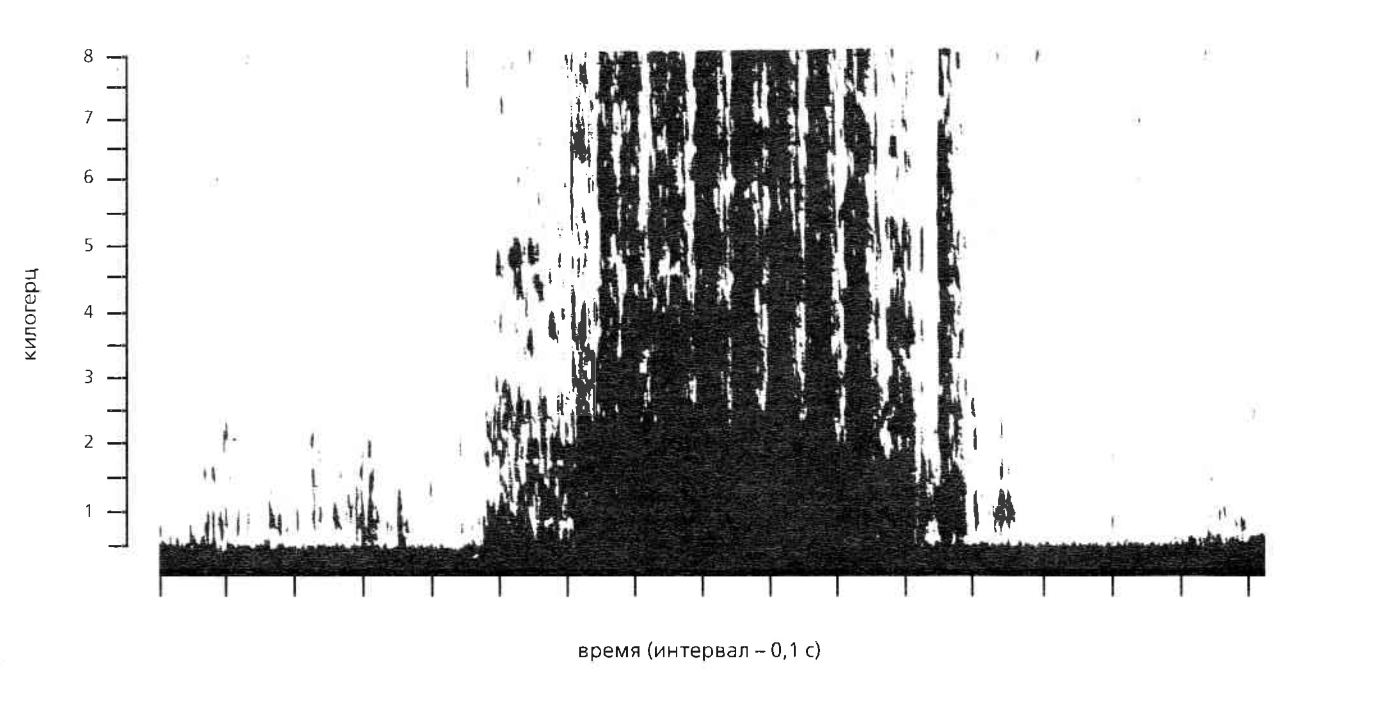




**Рис. 20.11, к.** Выдох, сигнализирующий об опасности. (Waring 1971)





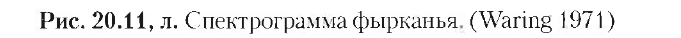


**Рис. 20.11, л.** Спектрограмма фырканья. (Waring 1971)

Рис. 20.11, м. Храп при одышке (во сне). (Waring 1971)



## Гогот

Разделяют три типа гогота. Это низкочастотные широкополосные гортанные пульсирующие звуки, хорошо слышимые наблюдателю. Резонансная полоса частот часто присутствует на звуковой спектрограмме. В большинстве случаев звуковая энергия менее 2 кГц, продолжительность гогота по исследованиям автора составляла от 0,2 до 1,7 секунды.

Чаще всего люди, ухаживающие за лошадьми, слышат гогот перед раздачей сена (см. рис. 20.11, *в*). Таким способом лошади попрошайничают. С помощью этого типа гогота лошадь сообщает сородичам и человеку о своем присутствии и нетерпеливом ожидании.

Первый тип – отчетливо слышимый на расстоянии 30 м звук, который менее всего разбивается на слоги (при восприятии человеческим ухом, а также на спектрограммах) в отличие от двух остальных типов гогота. Исследователи отмечали, что, издавая предупредительный гогот, лошадь приподнимает морду приблизительно на 2 см, ноздри остаются расслабленными, рот закрыт, уши иногда двигаются [12].

Второй тип гогота издают жеребцы во время сексуального ритуала, особенно, когда они сопровождают потенциально рецептивную кобылу (см. рис. 20.11, *г*). С помощью этого звука жеребцы выражают сексуальную заинтересованность. Он отчетливо слышен на расстоянии 30 м и более. Жеребцы издают повторяющиеся широкополосные звуки, характеристики которых индивидуальны (например, частота пульсации). При этом они могут кивать головой, сохраняя «сбор» (голова и шея приподняты и согнуты). Рот закрыт, ноздри широко раскрыты.

Третий тип гогота издают, как правило, кобылы по отношению к своему жеребенку, когда возникает потенциальная угроза, или они беспокоятся за него (см. рис. 20.11, *д*). Это низкочастотный ритмичный звук, лошади издают его с закрытым ртом, он выражает обеспокоенность и заставляет жеребенка держаться поближе к матери. Автор обнаружил, что если при жеребенке, изолированном от кобылы, издавать подобные звуки, он охотнее будет следовать за человеком. Для этого звука типичен ритм и повторяемость, громкость его достигает максимума через каждые 0,1–0,15 секунды на всем протяжении. Тем не менее, уровень его громкости так низок, что его можно услышать, лишь находясь в непосредственной близости от кобылы и жеребенка.

## Ржание

Ржание начинается гармонично структурированными звуками, напоминающими визг, и заканчивается широкополосными звуками, близкими к гоготу (см. рис. 20.11, *е*, *ж*).

[12] Stevenson 1975

Вначале звук высокий, затем он постепенно снижается и становится низкочастотным. Ржание – самый продолжительный и слышимый звук, который издают лошади. В среднем он длится 1,5 секунды (см. табл. 20.1), его можно услышать на расстоянии до 1 км.

Было замечено, что перед тем как заржать, лошади часто начинают моргать глазами и поворачивать голову. Затем они поднимают голову и издают ржание. Ноздри слегка сужены и вначале рот закрыт. На стадии перехода ржания в гогот рот открывается, углы губ оттягиваются назад, но зубы остаются прикрытыми. Часто лошади делают несколько шагов[13].

Во время ржания уши и глаза сосредоточены вперед[14]. По окончании ржания рот закрывается, и голова принимает нормальное положение. Иногда уши двигаются вперед-назад. Ноздри остаются слегка расширенными до тех пор, пока лошадь полностью не расслабится.

Может оказаться, что ржание, гогот, визг и прочие звуки, издаваемые лошадьми, имеют дополнительную функцию, помогая распознавать индивидуумов. Например, было обнаружено, что кобылы чаще ржали в ответ на воспроизводимую запись ржания своих жеребят, нежели чужих, но различия не были статистически значимыми[15]. Другой исследователь в сходном эксперименте обратил внимание, что кобыла отвечала голосом на ржание своего жеребенка гораздо чаще, чем на ржание чужого; со своей стороны жеребята демонстрировали способность отличить ржание своей матери от чужой кобылы, но различия были незначительными[16]. Еще один исследователь наблюдал примеры, когда потерявшиеся жеребята отвечали только на ржание своих матерей, а члены группы реагировали только на ржание отставших членов этой же группы[17]. Поскольку, услышав ржание матери, жеребята возвращались точно к ним, исследователь пришел к выводу, что в возрасте 2–3 недель жеребята уже могут отличить голос матери. Дальнейшие исследования в этом направлении обязательно будут производиться.

Когда лошадей разделяют, например мать и ребенка или компаньонов, лошади ржут, призывая друг друга. Иногда лошади ржут, увидев на расстоянии соплеменника, или заслышав знакомые звуки. Поэтому ржание, скорее всего, усиливает социальный контакт, особенно на расстоянии. При воспроизведении исследуемым лошадям различных голосовых сигналов, чаще всего внимание и ответ вызывали ржание и гогот, а не визг[18].

[13] Stevenson 1975.
[14] Trumler 1959; Schäfer 1975.
[15] Wolsky и др. 1980.
[16] Munaretto 1980.
[17] Tyler 1972.
[18] Dixon 1967; Ödberg 1969



## Стон

Стон – это монотонный звук, который воспринимается человеческим ухом без пульсаций. Тем не менее, эти похожие на глуховатый напев звуки при анализе полосы частот 300 Гц могут показывать очень частую пульсацию, так же как и резонансную полосу на звуковой спектрограмме (см. рис. 20.11, *з*).

Сразу за стоном может последовать широкополосный, почти без голоса, но хорошо слышимый шумный выдох. Продолжительность стона варьируется от 0,1 до 1,7 секунды. Короткий стон называют хрюканьем.

Этот звук свидетельствует о психологическом конфликте, страдании или физическом усилии. Лошади часто стонут, испытывая длительный дискомфорт (например, при задержке отхождения последа), лежа в положении на боку. Когда уставшая лошадь ложится, она может издать короткий стон. В драке животные тоже могут похрюкивать. Некоторые конюшенные лошади постанывают от скуки, когда расслабленно стоят и им нечем заняться. Стоны слышны на расстоянии всего нескольких метров.

## Выдох

Это широкополосный звук без пульсации, который производится за счет сильного выдоха через ноздри (см. рис. 20.11, *и*, *к*).

Несмотря на то, что иногда частота выдоха может достигать 8 кГц, большая часть звуковой энергии не превышает 3 кГц. Выдох можно услышать с расстояния до 30 м. Когда лошади делают выдох, сигнализирующий об опасности (например, при исследовании подозрительного объекта, расположенного неподалеку), его средняя продолжительность менее 0,5 секунды (см. табл. 20.1).

Такой короткий выдох служит предупреждением для других лошадей и дает знать непрошеному гостю, что он замечен. Исследователь отметил, что при выдохе ноздри лошади полностью раскрываются, рот закрыт. Непосредственно до и после выдоха лошадь сохраняет неподвижность[19]. Более продолжительные (0,6–1,3 секунд) выдохи следуют после обнюхивания.

## Фырканье

Это тоже широкополосный звук, производимый при выдохе через ноздри, однако он характеризуется звуковой дрожащей пульсацией (см. рис. 20.11, *л*).

Ноздри также дрожат, рот закрыт. Средняя продолжительность 0,8–0,9 секунды. Фырканье слышно на расстоянии до 50 м. Лошади фыркают, когда что-то раздражает их носовой проход, например пыль. Иногда они фыркают после активного движения или когда они беспокойны, но их движение ограничивается, например барьером или человеком.

[19] Stevenson 1975

В последнем случае, в стрессовой ситуации фырканье выполняет функцию замещающего действия, которое говорит о беспокойстве лошади. Фырканье иногда сопровождает затрудненное дыхание.

### Храп

Это широкополосный резкий звук, сопровождающий вдох (см. рис. 20.11, *м*). Лошади издают эти безголосые звуки во время вдоха в двух случаях. Храп может предварять предупредительный выдох, и в этом случае продолжительность предшествующего вдоха в виде слышимого всхрапывания составляет 0,3–0,5 секунды. Если такой звук используется для коммуникации, вероятно, это подготовительный или усиливающий сигнал. Во втором случае храп связан с затрудненным дыханием лежачей лошади. Тогда он напоминает храп человека и длится от 1,0 до 1,8 секунды (см. табл. 20.1).

### Другие звуки

Звук удара копыта о землю тоже используется лошадьми для коммуникации. С помощью этого звука лошадь сообщает о своем присутствии и виде совершаемой двигательной активности. Исследуя подозрительный предмет, лошадь может акцентировано стукнуть по нему копытом, привлекая внимание сородичей.

Иногда кобылы издают ртом звучное чмоканье, которое является легкой угрозой в адрес жеребенка, сосущего молоко, чья голова расположена глубоко между ее задними ногами. Чмоканье представляет собой разновидность угрозы укуса. Кобыла внезапно поворачивает голову в сторону жеребенка и издает чмокающий звук[20].

Побочные звуки, издаваемые при поглощении пищи, взмахах хвоста, кашле, груминге, клацанье, потряхивании и т.д., тоже могут сообщать соседним лошадям информацию о текущей деятельности индивидуума. Специфического значения этих звуков при общении лошадей не выявлено.

## Тактильное взаимодействие

Когда лошади общаются на близком расстоянии, происходит тактильное взаимодействие. После приветственного обнюхивания, они могут вступить как в прямой, так и в косвенный тактильный контакт в виде мощного выдоха. Затем одна из лошадей может прикоснуться к боку или области гениталий другой лошади. Значение подобных контактов пока не ясно.

[20] Crowell-Davis 1985



Кобыла с жеребенком часто взаимодействуют тактильно. Кобылы подталкивают жеребят своей мордой, направляя их движения. Подталкивание верхней губой носит характер подбадривания. Вскоре после родов кобыла долго облизывает новорожденного. В дальнейшем сеансы подобной продолжительности не повторяются. Жеребята покусывают и лижут своих матерей, особенно в первый день жизни. Во время сосания они тыкаются в материнское вымя. Тыкаясь матери в бедра и живот, они выражают свою просьбу и нетерпение.

Иногда жеребята инициируют сеанс взаимного груминга, покусывая свою мать. В старшем возрасте груминг инициируется мягким покусыванием в области шеи, холки и т.д.

Агрессия тоже сопровождается тактильным взаимодействием. Укусы, толчки, удары и пинки являются ее контактным проявлением. Интенсивность сигналов отражает серьезность намерений. Во время игровых драк сближение участников, дальнейшее развитие событий, переходные взаимодействия и уровень интенсивности сигналов по отношению к оппоненту указывают на то, что лошади сражаются несерьезно (т.е. служат указанием на метакоммуникацию).

Лошади и люди тоже общаются с помощью тактильных сигналов. Всадник может подать команду лошади с помощью поводьев, шенкелей и собственного корпуса и получить реакцию, судя по которой может оценить внимательность, отзывчивость и понимание лошади. Лошадь получает от всадника многочисленные сигналы, причем лишь часть из них подается сознательно. Люди используют шпоры и удила для акцентирования тактильных сигналов.

## Химические (обонятельные) сигналы

Во время ритуального приветствия лошади обмениваются сигналами, воспринимаемыми обонянием. На первой фазе контакта происходит обнюхивание нос к носу, затем лошади переходят к обнюхиванию боков и области гениталий. Они энергично обнюхивают экскременты и новые предметы. Иногда демонстрируется флемен. Пока неизвестно, сколько информации лошади получают с помощью хеморецепторов; разные лошади обладают различной степенью обонятельной восприимчивости, жеребцы метят своим навозом чужой навоз, кобылы отличают своих жеребят по запаху. Когда исследователи изменили запахи кобылы и жеребенка, было обнаружено, что им стало труднее распознавать друг друга[21]. Было обнаружено, что жеребцы тоже могут различать кобыл с помощью обоняния[22]. Кроме того, отмечалось, что жеребцы, живущие

[21] Wolski и др. 1980
[22] Marinier и др. 1988

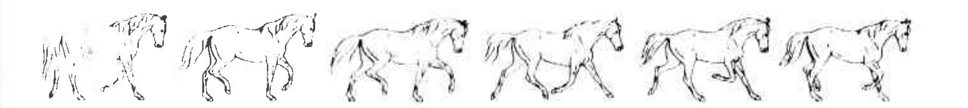
на пастбище, больше интереса проявляют к навозу чужих жеребцов, чем к экскрементам знакомых особей мужского пола[23].

Изначально кобылы в эструсе привлекают жеребцов визуальными сигналами. Обратив внимание на кобылу, жеребец начинает исследовать ее запах, определяя степень готовности. Если кобыла не протестует, жеребец продолжает демонстрировать сексуальную заинтересованность, особенно в отношении взрослой кобылы, не предпринимая дополнительного обонятельного исследования. Если кобыла слегка протестует, жеребец может обнюхать ее вульву и мочу. В это время часто демонстрируется флемен (как бы для более детального исследования ситуации), возможно снижение либидо. Было проведено исследование, в ходе которого выяснили, что у взрослых жеребцов с принудительно пониженным обонянием не произошло подавление сексуального поведения[24]. Неопытным жеребцам в большей степени требуется подкрепление в виде обонятельных сигналов; например, молодой жеребец проявил сексуальный интерес к искусственной вагине только после того, как она была опрыскана мочой кобылы в эструсе. Следовательно, опыт жеребца влияет на то, насколько интенсивно и в каких ситуациях жеребец использует запахи.

Экскременты, слюна, выдыхаемый воздух и прочие запахи, выделяемые железами кожного покрова, являются источниками дополнительных обонятельных сигналов[25]. Для более глубокого понимания роли обмена химическими сигналами в общении лошадей необходимы дальнейшие исследования.

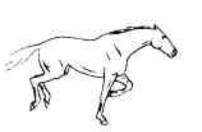
[23] Rubenstein & Hack 1992
[24] Wierzbowski 1959
[25] Schaffer 1940

# Часть VI



# Влияние окружающей среды

# 21 Взаимодействие лошади и окружающей среды



На поведение лошадей оказывает влияние окружающая их среда; более того, это воздействие носит обоюдный характер, и жизнедеятельность лошадей в свою очередь влияет на внешний мир. Это взаимовлияние будет последовательно рассмотрено в данной главе на следующих примерах:

– предпочтения при выборе места обитания и использование этого участка;
– анализ биоэнергетики;
– влияние распространения ресурсов на территориальность;
– влияние окружающей среды на поведение и жизнедеятельность лошадей;
– стратегия, используемая лошадьми для борьбы с паразитами и защиты от хищников;
– симбиотические отношения;
– влияние лошадей на их среду обитания.

Экологическое влияние на такие факторы как роды, развитие, разделение с родовой группой, формирование новой социальной группы, успешное размножение и изменение динамики популяции, рассматривается в главе 22.

## Предпочтения при выборе участка обитания и его использование

Дикие лошади живут в разных условиях, начиная от песчаных барьерных островов и заканчивая высокогорными лугами. Они предпочитают сравнительно ровный ландшафт, избегая крутых холмов[1]. Они живут как в лесах, так и в пустынной местности, лишенной деревьев. Многие дикие популяции обитают в местах, которые не подходят для жизни людей или использования под сельскохозяйственные угодья; часто источники воды и пищи там бывают ограничены. Таким образом, лошади демонстрируют свою способность к адаптации и выживанию в скудных местностях; но даже в этих условиях они отдают предпочтение каким-то

[1] Ganscopp & Vavra 1987; Negi и др. 1993.

определенным местам, избегая других (иногда сезонно). Наиболее предпочитаемые участки обитания, как правило, более богаты кормом, имеют доступ к питьевой воде и обеспечивают лошадям сравнительно комфортные условия жизни.

Выбор и использование места обитания были изучены на примере наблюдений за дикими лошадьми, обитающими в Красной пустыне на юго-западе Вайоминга[2], с воздуха в светлое время суток, в период с ноября 1977 по апрель 1979, с интервалом в 4 недели. Лошадей замечали в местности, покрытой зарослями полыни (она покрывала 56% исследуемой территории), особенно осенью и зимой; поздней весной и в начале лета лошади предпочитали районы, покрытые лебедой (*Atriplex*) и терескеном шерстистым (*Eurotia lanata*). За исключением зимнего периода лошади предпочитали не отходить от источника воды дальше чем на 4,8 км (59% исследуемой территории). Зимой они держались поблизости (1,6 км) от гребней горы (66% исследуемой территории).

В холмистой местности, испещренной хребтами гор, к востоку от водохранилища Оуайхи в Орегоне за дикими лошадьми наблюдали в течение 2 лет[3]. Круглый год у них был доступ к пище и воде по всей территории. В этой местности в изобилии растут трава и низкие кустарники полыни. Изначально популяция насчитывала 133 головы, ежегодный прирост составлял 13%. Было обнаружено 6 распределенных по территории табунов, которые состояли в общей сложности из 21 косяка. Участки обитания разных родовых групп, в том числе холостяцких, перекрывали друг друга или почти совпадали. Площадь участков составляла в среднем 12 кв. км (при определении по методу многоугольников) и 27 кв. км при определении по методу эллипса с 90-процентной достоверностью. Сезонного смещения зон обитания, как и корреляции между размером участка и количеством лошадей в группе, источниками воды и уровнем плодородия, отмечено не было. Только одна социальная группа переместилась в другой табун. Животные поедали растения, преобладающие на территории; предпочтения одного растения другому не выявили. Все лошади избегали только участков с голой землей, покрытой редким кустарником (на крутых склонах, обращенных на юг); на этих участках практически отсутствовала трава.

В дельте Роны на юге Франции камарги предпочитают местности, изобилующие зелеными растениями[4]. Большую часть времени лошади использовали всю исследуемую территорию обитания площадью 335 га, которая поделена на 8 участков с различным ландшафтом – начиная от болот, заросших камышом, и до холмов, поросших на вершинах травой. Когда в конце зимы зеленых растений становилось меньше, лошади отправлялись на поиски многолетних трав (зеленых и пожухлых).

[2] Miller 1983a
[3] Gunskopp & Vavra 1986
[4] Duncan 1983, 1992b



Лошади, обитающие на Гранитном Хребте (Granite Range, северо-запад Невады), летом предпочитают держаться на высотах 2000 и выше, а зимой, весной и осенью спускаются на 1500 м[5]. Зоны обитания, расположенные на небольшой высоте, имеют меньшую по сравнению с высокогорьем площадь. Животные сезонно перемещались приблизительно на 8 км по крутым холмам и хребтам. Помимо поиска высококачественного корма основным фактором, обусловливающим миграцию, является стремление к комфорту. В самый разгар зимних бурь лошади искали укрытия в лощинах и можжевеловых лесах; летом, когда их начинали одолевать насекомые, животные рано утром паслись на лугах, а затем перемещались на хребты, продуваемые ветром, или на расположенные неподалеку территории, покрытые снегом.

## Биоэнергетический анализ

Лошади постоянно обмениваются энергией с окружающей средой. Когда у них есть свобода выбора, они выбирают наиболее комфортные условия обитания. Зачастую этот комфорт связан с терморегуляцией. Например, в летнюю жару лошади ищут укрытия в тени, стараясь минимально подвергаться воздействию инфракрасных тепловых лучей. Ранним прохладным утром они, напротив, встают боком к солнечным лучам, чтобы согреться. Во время зимних метелей животные скрываются в ущельях или среди деревьев и кустарников, чтобы минимизировать потери тепла[6].

Лошади тратят энергию на разные нужды: поддержание кондиции, терморегуляцию, движение, защиту гарема, репродукцию, заботу о потомстве и т.д. Энергетические потребности зависят от обстоятельств. Энергичные движения (галоп) требуют больших затрат, чем медленные (шаг). Энергоемкая активность часто совершается через некоторые промежутки времени. Например, в последней трети беременности плод активно растет, что требует от матери больших энергозатрат. Лактация тоже требует от кобылы много энергии. Смена времен года вынуждает жеребцов защищать свой косяк, на что расходуется много сил.

Энергозатраты зависят от частоты, интенсивности и типа поведения. Как правило, расходование энергии и ресурсов организма оптимизируется в соответствии с необходимостью лошади совершать ту или иную деятельность, например, при переходе с одного аллюра на другой, более энергичный. В частности, ускоряющаяся лошадь переходит с одного аллюра на другой в тот момент, когда новый аллюр оказывается более эффективным в отношении энергии и скорости. Сохранение энергии не всегда является главной целью. Так, наблюдаемые лошади переходили с рыси на галоп на скорости, которая была на 13%

[5] Berger 1986
[6] Berger 1986

выше по энергозатратам, чем рысь[7]. Было установлено, что частота и размах движений увеличиваются с ускорением. Однако на галопе скорость в первую очередь растет за счет размаха, тогда как частота остается сравнительно постоянной[8]. Благодаря этому факту исследователи пришли к заключению, что переход с рыси на галоп происходит в момент, когда последний аллюр начинает лучше поддерживать равновесие, и лошадь уже развила достаточную скорость и инерцию, чтобы двигаться галопом без дополнительных энергозатрат.

Израсходованная энергия может пополниться за счет корма. Когда энергии тратится больше, животное, если это возможно, начинает усиленно питаться; если обеспечение дополнительным кормом невозможно, лошадь теряет вес и кондицию. Как правило, животные находят эффективные пути восполнения энергии. С этой целью они выбирают специфическую пищу, место и распорядок кормления.

## Влияние распределения ресурсов на территориальность

В природе дикие лошади часто делят источники воды и пищи со своими сородичами. Большинство лошадей живут в социальных группах, изредка встречаются одиночки. Как правило, участок обитания одной группы или одиночной лошади частично или полностью пересекается с территорией обитания других групп. У лошадей территориальность выражается не в охране определенной территории, а в защите социальной группы, или в сохранении личного пространства от вторжения чужаков.

Несмотря на это, наблюдатели отмечали, что лошади, живущие на узких барьерных островах в Северной Каролине, защищают территорию обитания[9]. Это необычное поведение связано с уникальностью этой местности и географическими особенностями острова. Наблюдения за лошадьми, живущими на других островах, показали, что защита территории не является характерной для островных лошадей[10].

В Шеклфорд Бэнкс лишь некоторые косячные жеребцы защищали свою территорию. Исследователи отмечали, что подобное поведение характерно для областей, где остров сужается, видимость ограничена, а растительность в изобилии покрывает выступающую часть острова[11]. В таких местах жеребец с минимальными трудностями мог управлять косяком и оборонять источники пищи и территорию. В других местах, например, в густых лесах или высоких дюнах, территориальность не наблюдается. На тех уникальных участках, которые лошади

[7] Farley & Taulor 1991
[8] Heglund и др. 1974
[9] Rubenstein 1981
[10] Welsh 1975, Keiper 1976a
[11] Rubenstein 1981



охраняли как свою территорию, пищи и воды было достаточно для всей группы, и они не являлись безусловно необходимыми для других лошадей; посторонние могли приблизиться только с двух направлений; расстояния были относительно небольшими, и всю территорию было легко держать под наблюдением.

# Жизнедеятельность и двигательная активность

## Влияние окружающей среды на распорядок лошадей

В зависимости от сезона и условий окружающей среды лошади выстраивают распорядок своей жизни по-разному. Например, они больше времени могут уделить поиску и потреблению корма и меньше отдыху. В частности, их распорядок зависит от времени года. На распорядок влияют такие факторы, как физическое состояние, необходимость экономить энергию, комфорт и т.д. Было обнаружено, что зимой камарги меньше времени лежали и больше стояли[12]; особенно часто они отдыхали лежа весной[13]. Летом лошади часто ищут укрытия, которые помогли бы спасаться от насекомых. Другие лошади встают рядом бок о бок, так, чтобы хвост одной лошади обмахивал голову и переднюю часть тела другой, отгоняя насекомых. В остальное время года подобное поведение наблюдается редко. Чтобы компенсировать время, проводимое подобным образом, летом лошади кормятся ночью, когда слепней меньше[14].

Социальные факторы, так же как и наличие источников пищи и воды влияет на распорядок. Сравнивая лошадей, живущих в группе и в одиночку, исследователи пришли к выводу, что одиночки меньше времени тратят на еду и больше стоят и спят[15]. Когда лошади получают грубые корма, они затрачивают больше времени на потребление пищи, чем когда их кормят подготовленным концентрированным кормом, а количество сена ограничено.

## Перемещения, совершаемые днем и ночью

Лошади перемещаются по своей территории обитания, особенно в поисках пищи, воды и укрытия. Они двигаются как при дневном свете, так и ночью. Пастбищные лошади, за которыми велось наблюдение, больше перемещались днем (в среднем на 1,32 км), чем в ночное время суток (в среднем 0,45 км)[16]. Несмотря на то что в течение года количество передвижений, совершаемых днем, варьируется, ночные переходы остаются сравнительно неизменными. В течение года днем и ночью холостяки перемещаются больше косячных жереб-

[12] Duncan 1980
[13] Dunkan 1985
[14] Keiper & Berger 1982
[15] Kiley-Worthington 1984
[16] Berger 1986

цов. Количество передвижений холостяков старше 9 лет превышает аналогичный показатель у молодых жеребцов, которые не имеют своего косяка. В день родов повторно родящие кобылы и их социальные группы проходят расстояние приблизительно в 2 раза больше, чем первородящие (в среднем 1,59 км против 0,78 км). В холодную и ненастную погоду лошади двигаются меньше.

### Сезонные изменения в перемещении лошадей

На свободе лошади перемещаются по своей территории обитания, обеспечивая ротацию пастбища. Передвижение с одного места на другое происходит, как правило, в одно и то же время[17]. Каждая местность обладает своей спецификой, которая изменяется сезонно. Лошади последовательно используют различные области своего участка обитания, переходя в те места, где обильнее корм или лучше условия[18].

В Грэнит Рэндж (Granite Range) на северо-западе Невады большинство групп лошадей, за которыми велось наблюдение, поднимались из низин на высокогорье поздней весной или ранним летом. Это явление связано с бурным ростом травы и растений на высокогорье, повышением температуры и появлением летающих насекомых[19]. За несколько дней до общей миграции несколько холостяков и косячных жеребцов уходили по направлению к холмам и поднимались вверх. Там за несколько дней или недель перед окончательным подъемом на высоту 2000 м они формировали группы. Сезонная миграция в низины происходила не ранее первого снегопада. Выпадение снега было главным стимулом для всеобщей миграции.

## Стратегия защиты от хищников и использование укрытий

В современном мире хищники не представляют для лошадей серьезной опасности; однако в некоторых регионах до сих пор обитают волки, пумы и медведи, для которых лошади могут являться объектом охоты[20]. Наибольшему риску подвергаются молодые животные. Основные способы защиты лошадей от хищников – настороженность, уклонение от контакта и бегство. Жизнь в группе дает животным возможность усилить бдительность и защиту[21]. С помощью настороженной позы, фырканья и громких ударов копытами по земле лошади сигнализируют как своим сородичами, так и самому непрошеному гостю об его обнаружении. При надвигающейся опасности социальная дистанция между лошадьми в группе сокращается. Группа, как правило, обращается в бегство одновременно. Жеребцы обороняют группу, кобылы, со своей стороны, защищают жеребят. Опытные взрослые кобылы в первые 20 дней после выжеребки больше защищают новорожденного, чем молодые матери[22]. Оборонительное поведение может носить как угрожающий, так и откровенно агрессивный характер. Жеребята появляются на свет вполне самостоятельными; вскоре после родов они уже могут стоять и двигаться рядом с матерью.

В летние месяцы лошади часто страдают от кровососущих насекомых, особенно слепней. Потеряв терпение, они начинают искать укрытие в воде, продуваемых ветром местах, например, на горных хребтах и вершинах холмов, в зарослях и на покрытых снегом участках и т.д.[23] Некоторые укрытия физически защищают лошадей, в других случаях используется тенденция летающих насекомых избегать сильного ветра. Микроучастки с открытыми местами, где насекомых сдувает ветром, помогают уменьшить их количество[24]. Кроме того, лошади помогают друг другу спасаться от насекомых, обмахивая хвостом друг другу те части тела, до которых они не могут добраться сами[25].

В ненастную, особенно ветреную, погоду лошади тоже ищут убежище. Наблюдатель отмечает, что в непогоду лошади прятались в заросли можжевельника, в оврагах и под склонами холмов[26].

## Симбиоз

Хорошо известны случаи установления периодических симбиотических отношений между птицами и крупными животными, такими как копытные. Эти связи заключаются в том, что птицы склевывают эктопаразитов либо поедают насекомых, потревоженных или привлеченных животным. Поедая клещей и кусающих насекомых, птицы освобождают животных от дискомфорта и являются хорошими симбиотическими партнерами. Подобные отношения были замечены между лошадьми и египетскими цаплями (*Bubulcus Ibis*) (рис. 21.1); однако возможно партнерство и с другими видами птиц. Чаще всего цапли склевывали паразитов со шкуры лошадей, стоя на земле, хотя наблюдались случаи, когда цапли взлетали им на спину. Лошади позволяют цаплям вести себя подобным образом и не проявляют агрессии по отношению к ним. Очевидная пассивность лошадей во время столь близкого физического контакта свидетельствует о том, что они получают удовольствие от такого груминга и сознательно сдерживают свои инстинкты.

[17] Miller 1983b
[18] Dunkan 1983
[19] Berger 1986
[20] Turner & Morrison 2001
[21] Berger & Rudman 1985

[22] Cameron 2000
[23] Duncan & Cowtan 1980, Keiper & Berger 1982
[24] Hughes и др. 1981
[25] Rutberg 1987
[26] Berger 1986



**Рис. 21.1**. В некоторых регионах развиваются взаимные отношения между лошадьми и цаплями. Птицы получают корм, склевывая насекомых, потревоженных или привлеченных лошадьми, а лошадям становится легче, поскольку с их тела удаляются слепни и прочие насекомые. (Фото © P.Malkas)

Наблюдения за отношениями между египетскими цаплями и пастбищными пони показали, что чаще всего цапли склевывали с них эктопаразитов, стоя на земле в пределах расстояния 1 м. В 29,1% наблюдений цапли склевывали насекомых с области живота; 10,5% – с передних ног; 10,2% – с задних ног и 8,4% – с нижней части тела[27].

Наблюдали за тем, как одновременно 7 египетских цапель склевывали насекомых с одного пони и вокруг него. В любую погоду они освобождали жеребцов, кобыл и жеребят от слепней. Цапель привлекали не только пасущиеся пони, но и двигающиеся, стоящие на месте, лежачие животные и, кроме того, сосущие кобыл жеребята.

Наблюдатель отмечал, что в некоторых случаях цапли сопровождали пони на песчаных берегах, где не было растительности. Они стояли на спинах животных до 50 минут. В это время птицы отдыхали и чистили перья. Когда цапли склевывали насекомых, стоя на спинах пони, в 37,9% случаях они целились в насекомых, летающих вокруг головы животного; в 35,1% их

[27] Keiper 1976b.



привлекали насекомые, кружащие вокруг боков, в 18,9% – около спины и в 8,1% – передних ног[28].

Помимо поддержания симбиотических связей с представителями других видов, лошади являются носителями ряда внутренних и внешних паразитов. В большинстве случаев реакция лошадей на таких паразитов состоит в раздражении, а также в том, что они пытаются избежать дискомфорта, вызываемого насекомыми. Некоторые насекомые, например, слепни, особенно докучают лошадям. Они стараются избавиться от слепней, почесываясь, потряхивая кожей, обмахиваясь хвостом, валяясь по земле и прячась в убежище. Реакция на эндопаразитов не столь очевидна[29].

Стоит упомянуть такого паразита, как летучую мышь-вампира (*Desmodontinae*). В тропических и субтропических регионах, где обитают эти кровососущие животные, они часто питаются кровью лошадей. Вампиры выбирают место на теле животного, прокусывают дырочку и слизывают сочащуюся кровь. Как правило, лошади мало реагируют на вампиров, поскольку те не доставляют им особого дискомфорта. Вампиры выбирают места, расположенные в средней части туловища вне досягаемости головы лошади.

## Влияние лошадей на окружающую их среду

Существуют многочисленные факторы окружающей среды, которые оказывают влияние на лошадей (как показано выше). Но лошади в свою очередь также воздействуют на внешний мир. Лошади – травоядные животные и оказывают влияние на растительность, используемую для питания; трава и другие растения приспособились к тому, что они являются их пищей, семена многих растений переносятся с помощью копытных. Когда лошади живут на свободе в сообществе с оленями, лосями, коровами и другими копытными, наблюдается очевидное пространственное разделение между копытными, и их кормовые базы редко пересекаются[30]. Пищевая конкуренция возникает только в условиях ограничения разнообразия источников пищи и сокращения участков обитания. Было проведено наблюдение за отношениями в пространстве, занимаемом лошадьми, овцами и коровами, пасущимися совместно[31]. Каждый из видов пасся на богатом пастбище, сохраняя некоторую дистанцию и в целом гармонично сосуществуя с остальными. Когда животных стали подкармливать искусственно, лошади заняли доминирующую позицию среди этих трех видов травоядных.

Местные травоядные животные, как правило, влияют на характер своей среды обитания, включая распространение, плотность произрастания и оби-

[28] Keiper 1976.
[29] Rubenstein & Hohmann 1989.
[30] Salter & Hudson 1979.
[31] Arnold 1984a.

ние растительности. Взаимодействия, происходящие внутри экосистемы, затрагивают многие компоненты как живой, так и неживой природы. В зависимости от точки зрения результаты этого взаимодействия можно расценить как позитивные или негативные. Экзотические виды, в том числе домашние лошади и скот, тоже оказывают влияние на окружающую среду и подвергаются ее воздействию. Умеренное потребление ресурсов экзотами может усиливать рост популяций аборигенных видов. Например, в Биг Бэзин (Big Basin)[32] появление экзотов повлияло на окружающий ландшафт таким образом, что это привело к увеличению популяции чернохвостого оленя[33]. В то же время отмечалось, что снежные бараны процветают, пасясь вместе с лошадьми[34].

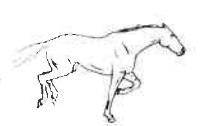
Наблюдения за Камаргами во Франции показали, что лошади оказали влияние на места своего обитания, сделав болотистые места более привлекательными для водных птиц[35]. За лошадьми наблюдали в течение 1975–1983 годов. За это время популяция выросла. Потребление лошадьми наземных растений составляло от 3 до 20% от общего количества ежегодного урожая растительности. Лошади оказали большее влияние на заболоченные территории, нежели на песчаные местности. В обоих случаях они предпочитали поедать однодольные растения. На лугах высота и плотность травяного покрова за счет объедания сократились, в то время как многообразие увеличилось. Количество некоторых многолетних растений уменьшилось, а однолетних – возросло. В результате выпаса лошадей на болотах стало намного меньше тростника (*Phragmites*) и заметно уменьшилось количество камыша обыкновенного (*Scirpus*), появились однолетние растения. В целом в результате воздействия лошадей наблюдалось сокращение урожая травяных растений, а также появление открытых участков местности, особенно на болотах. Это сделало местную окружающую среду привлекательной для водоплавающих птиц, таких как лысухи и нырки.

Исследователь пришел к выводу, что если бы не лошади, провинцию Камарг покрывали бы три типа растительности, среди которых доминировали бы одно-два многолетних болотных растения, на болотах – типа тростника и камыша (*Phragmites* и *Scirpus maritimus*), на солончаках *Arthrocnemum* sp., и на высокогорье *Phillyrea angustifolia*.

Таким образом, отмечал исследователь, вмешательство лошадей на различных участках местности (включая заболоченные) способно стать мощным инструментом и альтернативой применению гербицидов, механическому скашиванию и выжиганию нежелательной растительности.

[32] Нагорье во внутренней полосе Кордильер между хребтом Сьерра-Невада и Каскадными горами на западе и плато Колорадо и Скалистыми горами на востоке.
[33] Berger 1986.
[34] Coates & Schemnitz 1994.
[35] Duncan 1992b.

# 22 Влияние экологии на размножение и социальное поведение



Окружающая среда влияет на многие аспекты размножения и социальной жизни лошадей. Некоторые виды воздействия могут быть очевидными; другие скрытыми. Существуют, например, факторы, влияющие на течение беременности, роды, развитие, половое созревание, уход из группы, социальную структуру и стабильность, воспроизводство и динамику популяции. Эти аспекты, рассматриваемые в данной главе, стали предметом нескольких недавно проведенных исследований.

## Факторы, влияющие на роды

Большинство кобыл рожают весной, хотя определенный процент выжеребки приходится и на остальное время года. Изначально роды связаны с наступлением эструса, овуляции и успешным спариванием, произошедшим примерно за 11 месяцев до того. В этот процесс вовлечены нейроэндокринные реакции. Весной или ранним летом, когда, как правило, происходит зачатие, сексуальная активность стимулируется за счет увеличения светового дня.

Весенние сроки выжеребки обычно совпадают с обилием корма. На основе 10-летнего наблюдения за камаргами исследователь пришел к выводу, что в среднем срок родов совпадает с периодом, когда лошади получают наиболее полноценный рацион[1].

После выжеребки кобылы несколько раз вновь демонстрируют сексуальный интерес. Было обнаружено влияние времени года на этот послеродовой период эструса у пастбищных лошадей, живущих на северо-западе Невады[2]. Кобылы, родившие жеребят до 1 апреля, приходили в охоту в среднем через 24 дня, у ожеребившихся в более поздние сроки период эструса начинался почти на две недели раньше, в среднем через 10,9 дней. У кобыл камаргов послеродовой эструс наступал быстрее, когда корм был в изобилии; следовательно,

[1] Duncan 1992
[2] Berger 1986

следующий жеребенок рождался менее чем через год[3]. Получавшие обильный корм кобылы рожали в среднем через 348 дней, а у кобыл в плохой кондиции этот промежуток составлял 273 дня. Рожающие впервые матки жеребились в среднем на месяц позже кобыл, рожавших повторно.

На время родов влияют не только сезонные факторы. Например, влияющим фактором может быть смена косячного жеребца. В 56% наблюдаемых случаев у взрослых косячных кобыл роды следовали в течение полугода после захвата родовой группы; 44% родов происходило более чем через год. Исследователь пришел к заключению, что кобылы, у которых срок беременности был 6 месяцев и больше, донашивали жеребенка; если к моменту прихода нового жеребца срок был меньше, беременность прерывалась[4].

В определенной степени кобылы могут контролировать срок выжеребки, поскольку они в состоянии задержать наступление первой фазы родов, например, если их потревожат[5]. Обычно роды происходят в темное время суток или рано утром, когда солнце еще не встало. На примере 36 родов исследователь сделал вывод, что 86% из них произошли ночью или ближе к ночи. 5 случаев наблюдались в промежутке между 9:00 и 16:00; 4 из наблюдаемых кобыл рожали впервые[6].

## Влияние окружающей среды на развитие, созревание и отделение от родовой социальной группы

Состояние матери влияет на судьбу жеребенка. Отмечалось, что у камаргов смертность среди новорожденных в первые два дня жизни выше, если их матерями были 2–3-летние кобылы, чем у отпрысков более взрослых кобыл. Выжившие жеребята молодых кобыл весили в среднем на 30 кг меньше в любом данном возрасте. Даже жеребята 5-6-летних маток имели вес на 10 кг меньше, чем те, которых родили более зрелые кобылы[7].

Вес матери сам по себе не является определяющим фактором для веса жеребенка; наоборот, незрелые кобылы, которые не завершили собственный рост, растут скорее за счет своих жеребят. В неурожайные годы лактация осуществляется дольше. Небеременные кобылы кормят жеребят в среднем на 28 недель дольше беременных. В результате годовалые жеребята таких маток выглядят крупнее своих ровесников, чьи матери принесли следующего жеребенка. Пол жеребенка не влияет на продолжительность лактации и его вес. Однако на вес жеребенка оказывает влияние социальный статус матери. Жеребята доминантных кобыл в среднем на 7,9 кг тяжелее на каждой иерархической ступени. Продолжительность сеансов кормления в первые две недели зависит от наличия корма. Жеребята, чьи матери жили на обильном пастбище, сосали молоко в час в среднем на 1 минуту дольше, чем содержащиеся на скудных пастбищах. Жеребчики сосут дольше кобылок. Животные, обитающие на участках с более обильным кормом, быстрее достигают зрелости и раньше отделяются от своей родовой группы, а молодые кобылы быстрее приносят потомство[8].

[3] Duncan 1992.
[4] Berger 1986.
[5] Kosh 1951.
[6] Berger 1986.
[7] Duncan 1992.



На основании данных, собранных за 15 лет в ходе наблюдений за пони в Национальном ландшафтном морском заповеднике «Остров Ассатиг», исследователи[9] пришли к выводу, что если у жеребчиков есть возможность общаться со сверстниками внутри родовой группы, уход из нее откладывается. Была замечена корреляция как между общим количеством однополых ровесников, так и их числом в группе. Срок ухода кобылок не связан с наличием в косяке ровесников, но коррелируется с возрастом первой выжеребки. Кобылки, ушедшие раньше, жеребятся быстрее. Присутствие у кобылы новорожденного отпрыска – брата или сестры – как таковое не влияет на уход как жеребчиков, так и кобылок. Не все кобылки уходят из родовой группы. 81% подростков женского пола покидают косяк в возрасте до 5 лет (в среднем 24,6 месяцев). 97% жеребчиков уходят из родовой группы (в среднем в возрасте 20,8 месяцев)[10].

В другом исследовании отмечалось, что уход из фамильного косяка характерен как для жеребчиков, так и для кобылок[11]. Молодые лошади женского пола покидали родовую группу в среднем в возрасте 2,01 года, а жеребчики в 2,2 года; жеребчики уходили на большее расстояние от родовой группы (в среднем 3,3 км), чем кобылки (0,5 км).

Окружающая среда влияет, по крайней мере, на сроки ухода жеребчиков. Наблюдения за косячными жеребцами показали, что они вытесняют подрастающих жеребчиков из родовой группы; однако насильственное изгнание как жеребчиков, так и кобылок не является нормой. Молодым жеребчикам необходимо общение с однополыми ровесниками. Эта потребность может быть удовлетворена внутри родовой группы[12]. Тем не менее, жеребчики стремятся к подобным контактам как внутри своего косяка, так и за его пределами задолго до того, как предпримут первую попытку сформировать собственную родовую группу. По мере миграции по территории обитания косяк может встретить группу холостяков. Эти встречи оказывают влияние на жеребчиков в родовой группе. Отмечалось, что среди жеребчиков, покинувших фамильный косяк, 26% в прошлом хотя бы раз покидали родовую группу и пересекались с холостяцким формированием[13]. Во время кон-

[8] Berger 1986
[9] Rutberg & Keiper 1993
[10] Rutberg & Keiper 1993
[11] Berger 1986
[12] Rutberg & Keiper 1993
[13] Berger 1986

тактов лошади могут щипать друг друга, преследовать и даже пытаться сделать садку. Исследователи не обнаружили влияния степени стабильности группы и возраста косячного жеребца и матери на возраст ухода молодых лошадей[14].

Чтобы понять, почему сравнительно большое количество молодых кобылок на Ассатиг Айленд остается со своей родовой группой, исследователи проанализировали данные, полученные в ходе наблюдений[15]. Поскольку уход кобылок служит механизмом для предотвращения близкого имбридинга, возможно, кобылки остаются в родовой группе в том случае, если гаремный жеребец не является их отцом. Точно определить отцовство в табунных условиях невозможно; однако табуны захватывали, как правило, молодые жеребцы. Согласно данным, полученным исследователями, в группах, в которых присутствовали не отделившиеся от нее кобылы, возраст гаремных жеребцов составлял в среднем 7,3 года. В группах, где разделение происходило, жеребцы были старше (9,6 лет). Данные свидетельствовали о том, что матери остававшихся в группе кобылок имели статус существенно ниже, чем матери отделившихся. Вероятно, с этим связана задержка в росте и достижении зрелости. Возраст матери и размер группы не оказывал существенного влияния на то, оставалась ли кобылка в группе или уходила. Каковы бы ни были причины отказа от ухода из группы, это приводило к меньшим успехам в размножении. Вероятно, влияние на развитие, уход и размножение было обусловлено недостаточным количеством корма на острове[16].

## Факторы, влияющие на социальную структуру и стабильность

Большинство жеребцов, которым не удается завоевать собственный гарем, остаются одиночками или в холостяцких табунах. Такие группы носят временный характер; их состав непостоянен, лошади приходят и уходят. Гаремные группы, как правило, имеют одного гаремного жеребца; однако иногда формируются группы с несколькими особями мужского пола. В популяции, обитающей на Грэнит Рэндж (Granite Range), жеребцы в возрасте от 2 до 5 лет были единственными в группе лишь в 2% случаев. Жеребцы в возрасте 6–14 лет были единственными представителями мужского пола в группе в 8% случаев; этот показатель для жеребцов 14 и старше лет составлял 35%[17].

В течение года состав гарема обычно остается неизменным. Когда гаремы встречаются, между ними, как правило, происходит обмен угрозами; прямого контакта лошади предпочитают избегать. После встречи группы продолжают идти своим путем и избегают драк. У источника воды группа, пришедшая позд-

[14] Rutberg & Keiper 1993.
[15] Rutberg & Keiper 1993.
[16] Keiper & Houpt 1984.
[17] Berger 1986.



нее, ожидает на расстоянии, пока предыдущая группа напьется и освободит место. Было замечено: если к источнику ресурса пытается пробиться захватчик, то в 80% случаев группе, пришедшей первой, удается удержать этот источник[18].

Жеребцы теряют свой статус гаремного в результате агрессивных стычек с другими взрослыми жеребцами. Выявлено, что жеребцы без гарема имеют тенденцию вести себя более агрессивно, они атакуют гаремных жеребцов. У молодых жеребцов мало шансов удержать за собой группу (согласно наблюдениям, жеребцы в возрасте от 3 до 5 лет теряли завоеванные табуны в течение недели)[19].

Жеребцы, обладающие большими гаремами, тратят больше сил на их защиту, чем те, у которых табуны малочисленные; все же они тратили меньше усилий на каждую кобылу[20]. В более зрелом возрасте жеребцы тратят меньше энергии, вероятно потому, что они предпочитают обитать не в самых лучших местах, сокращая таким способом возможность стычек с другими табунами и жеребцами. Было подсчитано, что наиболее активный жеребец в среднем в день расходовал на 48 МДж больше обычного уровня энергозатрат; этот показатель на 700% превосходил количество энергии, затрачиваемое на защиту гарема самым неактивным жеребцом. Жеребцы, тратящие так много энергии на оборону, имеют преимущество, т.к. они владеют наилучшими территориями. В схватках случаются травмы, и в каждый год наблюдений 97% жеребцов имели следы от укусов. В течение исследований 3% жеребцов погибло в результате драк, и у большинства наблюдались шрамы.

Если в гареме больше одного жеребца, то они обороняют гарем вместе[21]. Как правило, размер таких гаремов больше, чем размер групп, в которых есть только один жеребец. Один жеребец доминирует над всеми остальными. Несмотря на то что жеребцы могут поддерживать друг друга в момент обороны гарема, их участие в обороне неравнозначно. Отмечено, что гаремный жеребец принимал меньше участия в обороне гарема. Следовательно, у остальных жеребцов шанс получить травму в драке был выше[22]. Такое партнерство не давало подчиненным жеребцам дополнительной возможности участвовать в размножении и не вело к установлению стабильных взаимоотношений. Другие исследователи обнаружили очень незначительное сотрудничество между главными жеребцами в группе, в состав которой входило несколько особей мужского пола. В таких группах размножение было менее успешным[23].

Из 7 гаремов, в которых было несколько жеребцов, лишь 2 сохранились в течение 7 месяцев[24]. Партнерские взаимоотношения чаще всего возникают между молодыми жеребцами, впервые сформировавшими собственный табун. Более

[18] Stevens 1988.
[19] Berger 1986.
[20] Berger 1986.
[21] Welsh 1975; Denniston 1980; Miller 1980; Berger 1986.
[22] Berger 1986.
[23] Linklater & Cameron 2000.
[24] Berger 1986.

зрелые жеребцы иногда образовывают двустороннее партнерство, одна такая группа просуществовала 2,5 года (жеребцам было 11 и 17 лет). Другая аналогичная группа существовала 4 года (жеребцам было 11 и 14 лет). Другие исследования показывают, что группы с несколькими жеребцами стабильнее, чем те, где жеребец один[25]. Были свидетельства очень продолжительных партнерских отношений. Один гарем управлялся двумя жеребцами в течение более 16 лет[26].

За небольшим исключением, главным фактором, влияющим на стабильность гаремной группы, является возраст. Однако некоторое влияние могут оказывать также экология и наличие кормовой базы[27]. Основываясь на данных наблюдений, собранных за 5 лет, исследователь установил, что группы, состоящие из пожилых кобыл, стабильнее групп, сформированных молодыми животными[28]. Несмотря на ежегодный прирост популяции, средний размер группы из года в год оставался сравнительно неизменным. В результате пожилые жеребцы не всегда монополизировали кобыл. Среди кобыл, покидающих свою родовую группу, 55% присваивались другими жеребцами, остальные просто находились поодаль от своих предыдущих компаньонов. Также было установлено, что группы, управляемые пожилыми жеребцами, меньше изменяются по составу взрослых лошадей. Группа под руководством пожилого вожака, управлявшего ею более 2 лет, была более многочисленна и стабильна[29]. Поскольку размер группы возрастает по мере возмужания жеребца, пик численности приходится на возраст 6-9 лет, затем размер группы начинает уменьшаться[30].

## Факторы, влияющие на успешное размножение

На успех жеребца в размножении влияют его вес, возраст, способность сражаться, участок обитания и продолжительность репродуктивного цикла. На успех кобыл в первую очередь влияют благоприятный участок обитания, стабильность группы и вес тела[31]. Все эти факторы взаимовлияющие. Жеребцам, для того чтобы наладить нормальные супружеские отношения, необходим гарем. За гарем приходится сражаться. Большой размер тела может дать преимущество. Жеребцы в расцвете сил мощнее, чем молодые или пожилые. Самые лучшие участки обитания занимают в первую очередь группы, управляемые именно такими жеребцами. Хорошее питание обеспечивает хорошую физическую кондицию всех членов группы. Кобылы в нормальной кондиции производят больше потомства. Хорошо выкормленные жеребята успешнее выживают и лучше развиваются.

[25] Miller 1980; Stevens 1990
[26] Feh 1999
[27] Stevens 1990
[28] Berger 1986
[29] Rutberg 1990
[30] Kaseda & Khalil 1996
[31] Berger 1986



Доминантные кобылы могут получать улучшенный рацион, по сравнению с подчиненными кобылами, но не быть более успешными в размножении. Многолетние наблюдения показали, что доминантные кобылы приносят не больше жеребят, чем подчиненные[32]. Однако жеребята доминантных кобыл имеют преимущество. Они весят больше своих сверстников[33]. Получая больше корма, дочери доминантных кобыл раньше взрослеют и начинают участвовать в размножении, следовательно, в их жизни период размножения длиннее. Сыновья доминантных кобыл также достигают больших успехов в размножении[34], но это не связано напрямую с их весом.

Высококачественная территория обитания благоприятствует размножению. Кобылки, получающие богатую пищу, созревают быстрее. Например, было проведено сравнение кобылок, обитающих в разных условиях. Установили, что кобылки, обитающие в благоприятных местах, приносят первого жеребенка в 2 года. Одна из 6 кобыл, обитающих на территории среднего качества, принесла жеребенка в 2 года. И ни одна из кобылок, обитающих на скудных территориях, не принесла жеребенка до 3-летнего возраста[35]. В целом, у кобыл, живущих в таких местах, беременность короче, и жеребят рождается меньше. Вероятно, кобылы, которые провели зиму на территориях, бедных кормом, не имеют внутренних резервов организма для продолжения вынашивания.

Физиологический стресс может вызвать у кобыл выкидыш на поздних сроках. Была обнаружена связь между плохой физической кондицией кобылы и смертностью жеребят в первые 48 часов жизни[36].

На уровне исследования разницы в отношении кобыл к их сыновьям и дочерям обнаружено не было. Однако когда в исследование на пастбищах в Новой Зеландии было включено физическое состояние кобыл, оказалось, что жеребчики отнимали больше сил у кобыл, имеющих хорошую физическую кондицию. Кобылки отнимали больше сил, если их матери имели плохую кондицию[37]. Разницы в проявлении материнского инстинкта у кобыл не наблюдалось. Как уже отмечалось, у камаргов в первые 8 недель жизни жеребчики проводят на 40% больше времени, питаясь молоком матери, чем кобылки[38]. Вес жеребят не зависел от пола, однако жеребчики меньше паслись и были более активными. Жеребята, чьи матери получали полноценный корм, сосут в среднем на 1 минуту больше, чем отпрыски питавшихся плохо кобыл. Как ни заманчиво строить догадки, но достоверно предсказать, сколько молока употребляет жеребенок, основываясь на продолжительности, частоте кормления и прочих поведенческих факторах, невозможно[39].

Berger 1986, Duncan 1992
Duncan 1992
Feh 1990
Berger 1986
Duncan 1992
Cameron & Linklater 2000
Duncan и др. 1984b
Cameron и др. 1999b

Если репродуктивный успех кобыл зависит от окружающей обстановки, может ли человек повлиять на успешное размножение лошадей? Выявили, что транспортировка является стрессом для кобыл, но она не влияет на наступление эструса и не может быть причиной ранней смерти зародыша[40].

Провели годичное наблюдение за дикими пастбищными лошадьми в Айдахо и Вайоминге. Первая группа – контрольная, лошадей в этой группе никто не тревожил. Вторая – лошадей сбивали в группу с помощью вертолета, но не отлавливали. Третья группа – лошадей собирали вместе с помощью вертолета, затем отлавливали и транспортировали. Разницы в количестве успешных родов в трех группах не обнаружили[41].

Промежуток жизни, когда жеребец успешно участвует в размножении, ограничен временем его пребывания в качестве гаремного жеребца. Часто сексуальное созревание происходит задолго до этого. Зрелого жеребца часто смещает молодой еще до того, как тот окончательно состарится. Исследователь рассчитал, что жеребец, достигающий 15-летнего возраста способен произвести за свою жизнь в среднем 16,2 жеребенка[42].

В Грэнит Рэндж (Granite Range) наиболее успешный гаремный жеребец стал отцом 20 жеребят к моменту, когда ему исполнилось 9 лет. Но некоторые жеребцы там никогда не участвовали в размножении, а те, кто участвовал, удерживали гаремы не более 4 лет. Семь процентов жеребцов были отцами 29% от общего количества жеребят[43]. Очевидно, что участие жеребцов в размножении не равномерно. Но потенциально жеребцы способны произвести больше потомства, чем кобылы. Было проведено исследование крови 99 жеребят, рожденных в стабильном табуне[44]. Гаремный жеребец был отцом 85% из них. Два жеребца, наблюдения за которыми проводились в период с 1979 по 1994 годы, стали отцами 24 и 25 жеребят в течение их репродуктивного возраста (периода 10 и 11 лет соответственно). Исследования также показали, что жеребцы, у которых были большие гаремы (более 7 кобыл), становились отцами меньшего количества жеребят по сравнению с жеребцами с меньшими гаремами (т.е. от двух до пяти кобыл), что объясняется, вероятно, соперничеством с другими жеребцами. В Биг Бэзин (Big Basin)[45] исследования крови жеребят показали, что одна треть от их общего числа не являлась детьми гаремного жеребца их группы[46]. Как в табунах с одним жеребцом, так и в тех группах, где жеребцов было несколько, примерно половина жеребят была детьми доминантного жеребца. Отмечалось, что в табунах с несколькими жеребцами подчиненные жеребцы становились отцами приблизительно одной четвертой жеребят[47]. Эти факты говорят о том, что жеребцы вне табуна успешно вступают в связь с табунными кобылами и производят определенный процент потомства. Это могут быть как жеребцы из других табунов, так и холостяки. Исследования отцовства выявили: гаремные жеребцы необязательно обладают эксклюзивными правами на размножение внутри своей группы, и не всегда являются отцами всех жеребят в табуне. Чужие жеребцы и холостяки также могут участвовать в размножении внутри табуна.

[40] Baucus и др. 1990a,b.
[41] Hansen & Mosley 2000.
[42] Berger 1986.
[43] Berger 1986.
[44] Kaseda & Khalil 1996.
[45] Нагорье во внутренней полосе Кордильер между хребтом Сьерра-Невада (Sierra Nevada) и Каскадными горами (Cascade Range) на западе и плато Колорадо (Colorado Plateau) и Скалистыми горами (Rocky Mountains) на востоке.
[46] Bowling&Touchberry 1990.



У кобыл период успешного размножения ограничен их сроком жизни. По сравнению с жеребцами, кобылы раньше начинают размножаться и могут приносить жеребят всю жизнь. Было подсчитано, что у одной кобылы, живущей в Грэнит Рэндж (Granite Range), к 15 годам могло появиться 10 жеребят. Средний срок жизни, однако, там составлял 7,86 лет для кобыл и 7,23 года для жеребцов. К моменту смерти жеребцы там становились отцами в среднем 1,6 жеребенка, что почти в 2 раза меньше, чем этот показатель у кобыл (3,91 жеребят)[48]. Несмотря на это, среди лошадей, которым удалось прожить дольше, были жеребцы, участвовавшие в размножении успешнее кобыл. Большой процент гаремных жеребцов имел возраст от 7 до 14 лет.

Стабильность группы влияет на появление жеребят. Исследователи использовали промежуток между успешными рождениями жеребят для того, чтобы оценить репродуктивную способность пастбищных кобыл[49]. Наблюдения велись в течение 5 лет. У кобылы, живущей в стабильном гареме, этот интервал составлял в среднем 364,5 дня. У кобыл, живущих в нестабильных группах, этот показатель был больше (387 дней). Отмечалось, что кобылы, живущие в стабильных группах, размножаются успешнее, чем те, в группе которых сменился жеребец[50]. Наблюдали за 14 беременными кобылами до, во время и после захвата гарема новым жеребцом. Одиннадцать из них были беременны менее чем 6 месяцев. К моменту прихода нового жеребца как минимум 9 зародышей, которые были зачаты предыдущим старым жеребцом, не выжили. 12 из 14 кобыл были оплодотворены новым хозяином гарема, но некоторые эмбрионы, зародившиеся в результате этого, умерли. Новые жеребцы активно совокуплялись с большинством кобыл в захваченных гаремах, и достигли определенного успеха в размножении. Несмотря на это, если бы смены гаремного жеребца не произошло, плодовитость кобыл была бы выше. Другие исследователи[51], наблюдавшие за различными популяциями свободных лошадей, не обнаружили случаев насильственного совокупления или снижения репродуктивности после смены гаремных жеребцов.

[47] Feh 1999
[48] Berger 1986
[49] Kaseda и др. 1995
[50] Berger 1986
[51] Kirkpatrick and Turner 1991

## Поведенческие и экологические факторы, влияющие на динамику роста популяции

Даже если, с точки зрения человека, окружающие условия являются неблагоприятными, популяция пастбищных лошадей в целом демонстрирует заметный репродуктивный потенциал и способность к увеличению поголовья. Для 12 наблюдаемых популяций исследователь определил конечный средний годовой прирост (лямбда) в пределах от 1,15 до 1,27 (при среднем значении 1,21) на основании метода линейной регрессии при подсчетах с воздуха[52]. На Ассатиг Айленд популяции лошадей давали в среднем прирост 11% в год[53]. В Неваде (Granite Range) популяция лошадей увеличивалась на 20% в год[54]. Популяция камаргов, обитающая в дельте Роны, давала ежегодный прирост на 30%[55]. Такие высокие показатели роста связаны с высокой выживаемостью и отсутствием хищников. Основным фактором, определяющим динамику роста популяции, т.е. оставалась она стабильной или убывала, являлось в этих случаях наличие корма[56]. Кроме этого, влияние оказывал человек, который забирал лошадей из табунов, а также внезапные стихийные бедствия. Путем селективного отлова людьми наиболее исхудавших особей удалось стабилизировать популяцию камаргов.

Исследовались различные физиологические способы контроля над воспроизводством лошадей; помимо их эффективности в ограничении роста популяции лошадей, необходимо рассматривать изменения в поведении и другие последствия, которое может иметь такое вмешательство. Например, кастрация гаремных жеребцов может сократить количество рождающихся жеребят, но оказаться неэффективным средством для контроля над численностью популяции, т.к. кобылы могут перемещаться из группы в группу, а также совокупляться с подчиненными жеребцами или холостяками[57].

Изучалось влияние porcine zone pellicuda (PZP) иммуноконтрацепции на поведение пастбищных лошадей[58]. Наблюдатели не обнаружили видимых отличий в поведении кобыл, получавших и не получавших терапию, ни по отношению к обычной жизнедеятельности, ни по проявляемой ими самими или по отношению к ним агрессии, ни по пространственным взаимоотношениям с жеребцом. Однако исследователи отметили, что в течение 3 месяцев эксперимента лошади, получавшие терапию, выказывали большую социальную активность. Иммуноконтрацепция предотвращает созревание яйцеклетки, но не оказывает влияния на сексуальное поведение кобыл. У них сохранялся половой цикл, они приходили в охоту через регулярные интервалы (что занимает, вероятно, большую часть

[52] Garrott 1990.
[53] Keiper & Houpt 1984.
[54] Berger 1986.
[55] Duncan 1992.
[56] Berger 1986; Stevens 1991; duncan 1992.
[57] Eagle 1993.
[58] Powell 1999



года). Напротив, цикл, включая эструс, не происходит во время беременности; кобылы, не принимавшие лекарство, обычно беременеют поздней весной. После терапии PZP кобылам требуется 2-3 года, чтобы забеременеть.

Плодовитость лошадей растет с возрастом, достигает пика к 9 годам и остается сравнительно высокой до 18 лет, после чего постепенно снижается. Вот данные о рождении жеребят у кобыл, живущих в табуне в Грэнит Рэндж (Granite Range)[59]:

изредка беременели годовалые кобылки;

37% кобылок приносили жеребят в возрасте 2 лет;

40% кобыл приносили жеребят в 3-летнем возрасте;

жеребились практически все кобылы в возрасте 4 лет;

70% приносили жеребят в возрасте 18 лет.

Наибольшее количество жеребят кобылы рожали в промежутке между 5 и 17 годами.

Отмечалось, что у камаргов более 95% кобыл старше 7 лет каждый год приносили по жеребенку, тогда как плодовитость молодых кобыл была ниже (55–75%)[60]. Плодовитость кобыл напрямую зависит от веса тела и наличия корма. Плодовитость молодых кобылок в возрасте 2 и 3 лет стремительно падает в те года, когда наблюдается дефицит корма (что замедляет рост и созревание молодых кобылок). Причиной оскудения кормовой базы может быть чрезмерная плотность популяции или конкуренция с другими травоядными. Эти факторы становятся решающими, когда количество пищи ограничено и возникает угроза воспроизводству популяции.

Уровень смертности у лошадей, как правило, невысок. Он, согласно некоторым исследованиям, составляет 7–14% в год[61]. У пастбищных лошадей в Грэнит Рэндж (Granite Range) уровень смертности оценивался в 4,9% в год[62]. Смертность жеребят в 1-й год жизни составляла 8%. Несмотря на это, 92% выживаемости жеребят является высоким показателем для дикой природы. Хищников либо не было, либо они присутствовали в незначительном количестве. Отмечалось, что 70% смертей среди жеребят приходились на 1-й месяц жизни. Из этого числа 86% – на первые два дня. Смертность в первые 2 дня жизни среди новорожденных жеребят, чьими матерями были молодые кобылы 2–3 лет, выше, чем аналогичный показатель у отпрысков более зрелых кобыл[63]. Возможные факторы, обусловливающие смертность среди новорожденных, является наличие корма и стабильность группы (что влияет прямо или косвенно на жеребенка и на его мать, которая обеспечивает ему послеродовой уход). Если жеребенок выживает в первые 2 дня, в дальнейшем угроза смерти существенно снижается. Лошади умирают от ранений и травм, завязнув в грязи, от голода, дегидратации, болезней, от старости и т.д.[64].

[59] Berger 1986
[60] Duncan 1992
[61] Feist & McCullovgh 1975, Boyd 1979, Keiper & Houpt 1984
[62] Berger 1986
[63] Duncan 1992
[64] Berger 1983b

В Уайт Маунтин на границе между Калифорнией и Невадой отмечалось, что в 45% случаев смерть жеребят наступала в результате охоты на них горных львов[65].

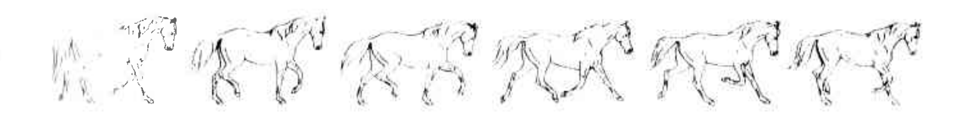
В нормальных условиях обитания убийства жеребят жеребцами случаются редко. Однако такое случается, если человек вмешивается и нарушает стабильность группы, сезонно забирая жеребца из табуна и снова возвращая его через некоторое время[66]. В некоторых примерах «новый» жеребец выступал как агрессор и калечил или убивал жеребят. В условиях социальной нестабильности, например, при смене гаремного жеребца, вторжение чужого жеребца, вызывающее как физический, так и психологический стресс, может стать причиной аборта у беременных кобыл[67].

Социальная динамика популяции пастбищных лошадей помогает поддерживать генетическое многообразие. Внутри группы кобыл кроет в основном альфа жеребец, но ему бывает трудно гарантировать свою эксклюзивность. Иногда отцами части жеребят в группе становятся жеребцы, не являющиеся ее членами. Таким образом, минимизируется риск инбридинга. Это происходит частично из-за того, что молодые лошади стремятся покинуть родовую группу до или после наступления половой зрелости, так что взрослые половозрелые лошади противоположного пола, являющиеся родственниками, оказываются в разных социальных группах. В тех случаях, когда взрослеющие кобылки медлят с уходом, они редко становятся объектом сексуального внимания гаремного жеребца. В одном наблюдении за 14 камаргами, которые самостоятельно жили и размножались в течение 6 лет, по окончании было проведено исследование. Выяснилось, что среди 58 появившихся на свет жеребят уровень инбридинга оставался низким (средний коэффициент инбридинга ежегодно составлял <0,04)[68]. Исследователи считают, что это достигалось благодаря избеганию формирования пар мать-сын, отсутствию сексуального интереса между росшими вместе братьями и сестрами по матери, а также между молодыми кобылками и косячным жеребцом внутри родовой группы.

По существу лошади демонстрируют пониженный сексуальный интерес в отношении юных членов табуна независимо от того, являются ли они родственниками. Исследователи наблюдали за 32 молодыми кобылками, которые достигли половой зрелости: в период совокупления: не было ни одного случая, чтобы отец или отчим совокупился или делал попытки совокупления с кобылками, которые росли и сексуально развивались в его группе. Вероятно, одним из факторов, обусловливающим такое поведение, является близкое знакомство с кобылками. После их ухода из родовой группы этот барьер исчезает. Наблюдались совокупления отца с дочерью (или падчерицей), но в таких случаях, как правило, до этого они были разделены в течение нескольких месяцев[69].

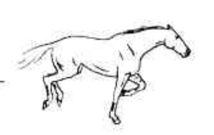
[65] Turner & Morrison 2001
[66] Tyler 1969; Duncan 1982
[67] Berger 1983a; 1986
[68] Duncan и др. 1984a
[69] Berger & Cunningham 1987

# Часть VII



# Практическое применение этологии при уходе и обращении с лошадью

# 23 Поведенческий анализ в лошадином менеджменте



Обращение с лошадьми бывает наиболее успешным, когда применяются знания об особенностях их поведения. Вероятнее всего достичь успеха можно, когда знания этологии учитываются при проектировании помещений, составлении планов конюшен и прочих зданий, связанных с лошадьми, для наиболее эффективной эксплуатации и обеспечения безопасности как в ходе ежедневного обращения с лошадью, так и в особых случаях, например, при транспортировке. В этой главе с точки зрения этологии рассматриваются вопросы менеджмента, обеспечения социальных потребностей и общения с людьми, тренировок и кормления, ухода за копытами, подбора амуниции и транспортировки. Применение этологии лошадей на практике подробно обсуждается в главе 24. Поведенческие признаки, относящиеся к здоровью лошади и ее общему состоянию, описаны в главе 25 и в приложении.

## Конюшня и место для прогулок

Один из самых главных аспектов, которые необходимо учитывать в лошадином менеджменте, это безопасность[1]. Конюшню и все связанные с лошадьми помещения и пространство для выгула нужно располагать в таком месте, где исключены столкновения лошадей и транспортных средств. Иногда лошади не видят потенциальной опасности, которую может представлять неглубокая яма, предметы, свисающие над головой, или объекты окружающей среды. Необходимо внимательно подходить к разработке плана конструкций и соблюдению мер безопасности. Лошади могут серьезно пораниться о неправильно построенную или поломанную ограду. Колючая проволока, конструкции с острыми, выступающими углами – все это недопустимо к использованию в тех местах, где содержатся лошади. Чтобы минимизировать риск задевания лошадью столбов ограды в леваде, следует прикреплять к ним горизонтальные жерди и доски изнутри.

[1] Potter & Yeates 1990

Кроме того, это поможет предотвратить «выдавливание» забора наружу. Чтобы животные не перепрыгивали через забор, его высота должна равняться приблизительно 1,5 м для лошадей и 1,2 м для пони. Нижняя часть забора должна располагаться достаточно низко по отношению к земле, чтобы лошади, особенно жеребята, не могли пролезть под ней или завалиться под нее, перекатываясь через спину. Если забор сделан из незаметного материала, нужно пометить его яркими маркерами, например, изоляционной лентой.

Хорошее пастбище может удовлетворить потребности лошадей в корме и доступе к источнику воды, а также обеспечить всем, что им необходимо для отдыха, груминга, испражнения и т.д. Деревья или искусственные постройки служат укрытием от палящих лучей солнца летом и непогоды зимой. Уход за пастбищем заключается в уборке или бороновании навоза для более широкого использования пастбища и, возможно, уменьшения проблем с паразитами, уничтожении сорняков, подсеивании травы и ремонте мест, подвергшихся сильным нагрузкам. Можно избежать чрезмерного объедания травы, ограничивая плотность выпаса и вовремя переводя лошадей с одного пастбища на другое (ротация). При планировании выпаса нужно предусмотреть защиту почвы от эрозии и сильного вытаптывания, например, в проходах или в местах, где лошади собираются в ожидании подкормки или иных событий повседневной жизни (например, возможности вернуться в конюшню). В целях безопасности проходы, по которым ходят лошади, должны иметь хороший грунт, быть достаточно широкими, чтобы лошади избегали контакта с оградой, и должны иметь такую конструкцию, чтобы животные не совершали резких поворотов при входе, следовании по коридору и выходе из него.

Характеристики левады могут оказывать влияние на поведение лошадей. Например, нормальная жизнедеятельность и социальная активность могут быть ограничены из-за небольшого пространства. Ограничение в ресурсах приводит к другим отклонениям. Были проведены наблюдения за двумя группами лошадей Пржевальского в зоопарке Миннесоты. Одна группа гуляла в леваде площадью 0,05 га. Наблюдатель отметил у некоторых животных этой группы извращенный аппетит (геофагию), копрофагию, беспокойное движение, агрессивное поведение и частый взаимный груминг по сравнению с ситуацией, когда группа находилась на пастбище площадью 3,5 га[2].

Исследования популяций лошадей Пржевальского, живущих в разных зоопарках, показали, что если территория их обитания была менее 0,4 га, поведение лошадей чаще изменялось в течение каждого часа, они меньше отдыхали, чем когда находились на более просторных территориях; не было обнаружено никакого значительного влияния размера левады на агрессивность или вре-

[2] Skiff 1982.



мя, проводимое во взаимном груминге или в движении[3]. Беспокойно ведущие себя на малых пространствах лошади успокаивались, когда им давали сено без ограничений, приводили компаньона или выпускали на пастбище.

Пространственные потребности лошадей варьируются в зависимости от ситуации. На пастбище лошадям нужно больше места, чтобы обеспечить себя пищей и иметь возможность взаимодействовать с сородичами. Индивидуальная дистанция (и, возможно, другие дистанции реакции) подстраивается под существующее пространство и вид активности. Когда лошади в группе отдыхают, каждой из них требуется приблизительно 6 кв. м. Одиночной лошади достаточно пространства, равного ее высоте в холке, умноженной на два[4]. На выпасе животные расходятся друг от друга на расстояние, равное нескольким длинам собственного тела, и двигаются по пастбищу, селективно поедая траву. Чрезмерное объедание возможно, если количество корма ограничено и не все пространство пастбища используется равномерно. В тех местах, где лошади испражняются, они не пасутся.

Чтобы понять, как размеры территории обитания влияют на лошадей, было проведено наблюдение за годовиками, которые жили на огороженной территории площадью 0,1 га; 1,1 га; 1,5 га; 2,1 га и 4,2 га. Специалисты пришли к выводу, что лошади в последних трех больших левадах чаще контактировали между собой и паслись[5]. Если территория имеет площадь менее 2,1 га, то движение галопом ограничено. Чтобы определить влияние формы огороженной территории, наблюдали за годовиками чистокровной породы, содержащимися в 3 левадах одинаковой площадью 2,4 га[6]. Стороны левад имели между собой следующие пропорции: 1:1, 1:2 и 1:4. Отмечено, что лошади более равномерно паслись и меньше меняли направление на галопе в леваде с пропорциями 1:1. Иногда некоторые поведенческие проблемы разрешаются сами собой после изменения пропорций сторон левады или ее ландшафта[7].

Когда места мало, лошадей часто размещают в маленьких денниках или привязывают в стойлах. Чтобы животные чувствовали себя комфортно, высота потолка должна быть такой, чтобы они не касались его ушами, вытянув голову с шеей вверх. Стены должны быть достаточно прочными, чтобы выдержать удар копыта. Высота стен не менее 2 м. На уровне 1,5 м нужно предусмотреть окно для обзора и доступа воздуха. Стандартный денник может иметь стены длиной 3х4 м; для кобылы с жеребенком и жеребца требуется больше места. Небольшие стойла, где лошадей содержат на привязи, могут иметь площадь 1,5х3 м, но этот способ содержания подвергает животных риску получить травму ног, т.к. сильно ограничивает возможность двигаться и менять положение. Ширина дверного

[3] Boyd 1991
[4] Zeeb 1981
[5] Kusunose и др. 1985
[6] Kusunose и др. 1987
[7] Kolter & Zimmerman 1988

прохода должна составлять минимум 1,4 м, высота – не менее 2,1 м (для средней лошади)[8]. Двери делаются раздвижными либо распашными наружу. В таком случае в денник можно будет войти, даже если лошадь лежит рядом с дверью. Запоры должны быть прочными и находиться вне досягаемости лошадей. Во избежание неприятностей не следует оставлять двери распахнутыми в проход.

Конюшня должна быть построена удобно как для человека, так и для лошади. Необходимо обеспечить пожарную безопасность, в том числе продумать, как строить конюшню и из каких негорючих материалов, что будет храниться в конюшне и каким образом, предусмотреть план эвакуации, установить пожарную сигнализацию, следить за сроками годности огнетушителей и т.д. Можно периодически проводить учебную пожарную тревогу, что подготовит лошадей к необходимым действиям в экстремальной ситуации. Все эти мероприятия следует проводить, сообразуясь со здоровьем лошадей и безопасностью окружающей среды.

Конюшню надо строить в местности с хорошим воздухом и дренажем. На конюшне должна быть предусмотрена система вентиляции, обеспечивающая регулярный приток свежего воздуха. В жаркую погоду вентиляция позволяет лошадям охладиться. При необходимости они потеют и таким способом регулируют температуру тела, поэтому важно, чтобы у них было вдоволь воды для питья. В проходах и денниках должно быть сухо. Нельзя допускать, чтобы отходы скапливались где-либо в деннике. Подстилка может использоваться как покрытие для пола в стойлах, поскольку она эффективно впитывает жидкость и смягчает пол. Когда у лошадей есть выбор, они предпочитают лежать на подстилке. Наблюдения показали, что лошади не делают различий в предпочтении соломы или сена[9]. В другом исследовании с помощью двухвариантного выбора выяснили, что самой предпочтительной подстилкой для них является солома, затем следуют опилки и резаная бумага[10].

Электрические выключатели, инструменты и прочие принадлежности должны быть легко доступны людям, но вне досягаемости лошадей. Следует обеспечить хорошее освещение в проходах и в каждом деннике. Когда исследователи дали возможность лошадям, стоящим в темноте, самостоятельно включать свет, оказалось, что лошади предпочитали освещенные условия, по крайней мере, в течение некоторого времени в сутки[11]. Светильники и электропроводку нужно расположить вне досягаемости лошадей, лампы закрыть защитным колпаком. Электрические провода следует проводить в коробах, так чтобы лошади не имели возможности манипулировать ими.

По существу проект конюшни должен отвечать требованиям техники безопасности и удовлетворять потребностям лошадей; помещения необходимо так-

[8] Ewing и др. 1999
[9] Hunter & Houpt 1989
[10] Mills и др. 2000
[11] Houpt & Houpt 1988



же сделать безопасными, практичными и эффективными для выполнения обслуживающим персоналом конюшни своих рабочих обязанностей. Более того, расположение и распорядок в конюшне должны минимизировать возможность вторжения мелких грызунов и паразитов, что достигается посредством использования плотно закрывающихся емкостей для хранения корма и исключением вероятности того, что грызуны станут искать убежища в конюшне или поблизости от нее. Места для хранения должны содержаться в чистоте и быть закрытыми. Лошадей следует кормить так, чтобы не оставалось несъеденной пищи, корм не рассыпался по полу, где он будет доступен грызунам. Необходимо своевременно убирать разбросанную еду. Часто бывает проще не допустить появления паразитов, чем истреблять поселившихся. Чтобы птицы не вили в денниках гнезда, верхняя часть потолка должна быть гладкой и не иметь пазух и выступов. Кроме того, можно поместить на видном месте над конюшней чучело совы.

## Социальные потребности и общение с человеком

Люди должны давать лошадям возможность максимально удовлетворять свои социальные потребности, выражающиеся в общении и установлении иерархии. Чтобы предотвратить появление порочных привычек и аномального поведения, человек должен приблизить условия содержания лошадей к их естественному образу жизни на воле. Разумеется, необходимо принимать во внимание риск травмирования лошади и нежелательные проявления сексуального поведения. Часто кобыл и молодых лошадей отделяют от особей мужского пола. Жеребцов можно содержать с компаньонами или в холостяцких табунах, хотя во многих случаях жеребцов содержат отдельно, за исключением периода спаривания. Лошади, лишенные общения с сородичами, рискуют сформировать аберрантное поведение, особенно если они содержатся в тесноте. Было обнаружено: если лошадей полностью изолировать даже на короткое время, они проявляют в три раза больше активности и меньше времени уделяют потреблению корма, чем те, которые имеют возможность контактировать с сородичами визуально, с помощью голоса или физически[12].

Отмечалось, что социально изолированные кобылы, обладающие средним темпераментом, больше времени ели зерно, больше бегали рысью и уходили дальше, чем кобылы, имеющие социальные контакты[13].

Люди обеспечивают своим подопечным ежедневные социальные контакты, особенно это касается лошадей, содержащихся в индивидуальных денниках. Работники конюшни иногда игнорируют эти обязанности. Человек может общаться с лошадью визуально, с помощью голоса и физического контакта и в некоторой

[12] Houpt & Houpt 1988
[13] Mal и др. 1991

степени помочь удовлетворить ее социальные потребности, особенно если общение происходит в дружеской манере. Лучше вовлечь лошадь в тот или иной процесс, чем просто позволить ей быть зрителем. Периодический прямой контакт с людьми помогает лошадям меньше пугаться внезапного появления человека[14].

На успехи в разведении лошадей могут оказывать влияние обращение и организация ухода. Традиционные подходы не всегда оказываются оптимальными. Например, существуют данные относительно изменений в обращении и уходе, которые способны улучшать эффективность разведения и устранять связанные с ним проблемы в коннозаводческой индустрии[15].

Иногда манера людей обращаться с лошадью вызывает у нее реакцию негативную или не такую, как от нее ожидается. Например, неразумный конюх, который загоняет лошадь на конюшню, пугая ее действиями или звуками, может стать причиной того, что она начнет избегать человека. Животные, резко вскидывающие голову, вероятно, имели в прошлом негативный опыт, когда их дергали за уздечку или били с земли по голове. Каждое взаимодействие человека и лошади должно работать на пользу, а не во вред ее тренированности и покорности. Каждый прямой или косвенный контакт человека с лошадью должен развивать дружеские отношения между ними и положительно влиять на состояние животного.

## Занятия и кормление

Регулярные занятия благотворно влияют на физическое и психическое состояние лошади, поддерживают выносливость и физическую кондицию тела. Они разнообразят ее день, разгоняют скуку и дают возможность выплеснуть избыток энергии. Таким образом, с их помощью можно предотвратить развитие или проявление аномальных привычек. Занятия можно проводить по определенной программе, они могут быть составляющей частью ежедневной деятельности или системы тренинга. Желательно проводить более одного сеанса в день. Различные по типу упражнения помогают развить тело лошади и лучше мотивировать ее.

Помимо занятий, для благополучия лошадей необходимо правильное питание. Еда и вода должны быть легкодоступны и не подвержены загрязнению. Исследователь пришел к выводу, что потребности лошадей можно удовлетворять как периодическим поением, так и установкой автопоилок, дающих постоянный доступ к воде[16]. Поилки и кормушки надо размещать так, чтобы животные не поранились, а конюхи могли легко к ним подойти. Сено в деннике кладут на пол в углу либо подвешивают в рептухе. Рептух надо подвесить на такую высоту, чтобы, поедая сено, лошади не дышали пылью. Когда животных

[14] McCann и др. 1988b
[15] McDonnel 2000
[16] McDonnel и др. 1999



содержат в группе, доминанты часто отнимают корм у подчиненных особей. Для исправления такой ситуации можно увеличить пространство, на котором лошади получают корм, поставить дополнительные кормушки или использовать разделители, обеспечивающие доступ к корму одновременно нескольким животным. Установили, что использование разделительной проволочной решетки на 112-сантиметровой кормушке облегчает процесс кормления подчиненных особей в присутствии доминант[17]. Если лошади мирно едят зерно из одной кормушки, скорее всего, в детстве они были партнерами по играм[18].

Рекомендуется кормить лошадей несколько раз в день (2–3 раза) небольшими порциями. Это позволит избежать проблем с пищеварением, таких как вздутие, хромота и колики. Частое кормление разнообразит день лошади и не дает ей скучать. Следует придерживаться определенного расписания; животные чувствуют себя спокойнее, когда существует четкий распорядок дня. Количество пищи должно соответствовать количеству энергии, необходимой лошади в зависимости от ее нагрузки и особенностей обмена веществ. Изменения в рационе нужно производить постепенно[19].

Выбор рациона является одной из важнейших задач лошадиного менеджмента. Желательно придерживаться консервативной диеты. Однако некоторые хозяева стремятся попробовать каждый новый корм или добавку, которые появляются на рынке. Однако результат может быть плачевным. Например, наблюдали за лошадьми, в рацион которых входили: а) кукурузное масло; б) соевый лецитин и кукурузное масло, или с) соевый лецитин и соевое масло. По сравнению с лошадьми, питающимися стандартно, у этих животных активность и реакция были снижены вследствие присутствия жиров в рационе[20]. Очень важно для лошадей, получающих все необходимые питательные элементы из специально приготовленных кормов, придумывать какие-то занятия для спокойного времяпровождения, чтобы им было чем занять свой день. Обычно этого достигают, предлагая грубые корма, например, сено высокого качества[21]. Сено обладает определенной питательной ценностью, однако с точки зрения влияния на поведение оно дает лошади нечто, чем она может заниматься, употребление его занимает длительное время. Таким образом, оно снимает проблему скуки, и лошадь занимается сеном в течение длительного времени.

## Чистка (груминг) и уход за копытами

Чистка (груминг) представляет собой возможность общения с лошадью, одновременно принося физическую и психологическую пользу. Очевидно, шерсть

[17] Holmes и др. 1987
[18] Boyd 1991
[19] Hintz 1990
[20] Holland и др. 1996
[21] Hintz 1990

только выигрывает от чистки и расчесывания. В процессе удаляется грязь, можно обнаружить и удалить клещей, а также вычесывается вылинявшая шерсть. Грамотно сделанный массаж благоприятно действует на кожу и мускулатуру, улучшается циркуляция крови, повышается тонус. Если человек обладает хорошими навыками, лошадь научится терпеливо относиться к этой процедуре и получать от нее удовольствие. До занятия необходимо почистить те участки тела, которые будут соприкасаться с амуницией, если они останутся загрязненными, контакт может привести к повреждениям. Чистка – это мягкое начало рабочего занятия. После работы надо снова почистить лошадь. Это поможет охладить ее и позволит человеку пообщаться с ней еще раз. Если она сильно разгорячилась, перед тем как ставить лошадь в денник или выпускать в леваду необходимо провести специальные процедуры, чтобы правильно охладить организм. Каждый сеанс чистки надо использовать для оценки состояния здоровья и благополучия животного. Особенно важно отмечать изменения в поведении.

Каждый раз обращайте внимание на конечности, и особенно на копыта. Уход за копытами не является исключительной прерогативой коваля. Например, необходимо очищать вентральную плоскость копыт от забившейся грязи, проверять их на предмет здоровья и поправлять в случае необходимости[22]. Каждый конник обязан принимать меры, чтобы поддерживать конечности, копыта и возможности движения лошади в хорошем состоянии. Копыта должны комфортно соприкасаться с грунтом и обеспечивать достаточную выравненность и углы наклона конечностей, чтобы достичь правильного хода. Следует отмечать и оценивать изменения положения тела и характера движений. Специфическое поведение и необычная поза, которую лошадь принимает, чтобы облегчить дискомфорт, говорят о том или ином типе хромоты[23]. Лечение и восстановление должны быть направлены на долгосрочное положительное влияние на здоровье лошади и ее благополучие. Расчистка и ковка должны производиться на основании функционирования копытного механизма и подбираться для каждой лошади индивидуально. Возможно скорректировать или уменьшить проблемы с копытами и конечностями; например, изменить угол постановки относительно грунта, сместить точки, на которые приходится давление, и улучшить работу копыта на движении[24].

## Амуниция и снаряжение

При выборе и использовании различных типов амуниции и снаряжения необходимо учитывать поведенческие особенности лошадей. Человек, занимающийся с лошадью, должен понимать цель применения того или иного

[22] Evans 1990
[23] Florian Buchner 2001
[24] Back 2001



приспособления, механизм его действия и уметь правильно его регулировать. Поведенческие проблемы могут стать результатом плохо подогнанной или неправильно используемой амуниции. Железо, оголовье, седло, упряжь и прочее снаряжение надо подбирать с учетом конкретной ситуации. Амуниция должна хорошо подходить лошади, не отвлекать ее и не доставлять дискомфорта. Снаряжение следует подбирать по размеру, учитывая анатомические особенности каждой лошади. Подгонять надо не только основные, но и вспомогательные составляющие части – капсюль, подбородный и щечные ремни. Иногда необходимо использовать защитные приспособления, такие как ногавки, чтобы предотвратить самотравмирование; они различаются по типу и их тоже надо правильно подгонять. Такие вспомогательные устройства, как погремушки и цепи, используют для усиления действий ног; их следует применять с осторожностью.

Некоторое снаряжение активно используется конниками. Чтобы достичь желательного поведения, надо разумно употреблять ту или иную амуницию (подразумеваются поводья, лонжа и хлысты). Длинный хлыст часто применяется как визуальный или звуковой сигнал при работе на земле. Короткий хлыст, как правило, воздействует тактильно (для наказания или отрицательного подкрепления) под верхом.

## Транспортировка

Погрузка и транспортировка подвергают стрессу как лошадь, так и человека. Главная задача владельца – доставить лошадь невредимой, что включает ее погрузку и выгрузку. Во время путешествия в плазме крови животного изменяются уровни гормонов и аскорбиновой кислоты, что свидетельствует об испытываемом стрессе[25]. Для лошади неизвестность является как минимум одной из причин волнений. Животные, у которых имеется позитивный опыт погрузки и выгрузки, нервничают меньше. Но даже у пожилых лошадей во время транспортировки учащается пульс. Было исследовано 32 лошади разных возрастов, в среднем частота сердцебиения в пути у них была на 18 ударов больше, чем в спокойном состоянии[26]. Молодые неопытные животные чаще уклонялись, когда их заводили в трейлер. Среднее время погрузки годовиков составляло 368 секунд, что намного больше, чем у двухлеток (30 секунд), трехлеток (22 секунды) и лошадей старшего возраста (5 секунд).

Перед погрузкой подготовьте все необходимое, чтобы максимально безопасно и успешно осуществить процедуру. Вам потребуется помощник. Используйте страхующее снаряжение, которое позволит вам избежать травмы. Убедитесь в том, что погрузочная платформа или трап надежны, устойчивы и обеспечивают хорошую опору при ходьбе. Поставьте трейлер таким образом, чтобы у лошади

[25] Baucus и др. 1990a,b
[26] Waran & Cuddeford 1995

было побуждение зайти внутрь, но не было альтернативного пути (она не могла убежать). Она должна хорошо видеть, куда заходит, необходимо обеспечить ей достаточно пространства. Не нервничайте, ведите себя спокойно и уверенно. Некоторые лошади регулярно сопротивляются при погрузке, проблема может усугубляться тем, что в прошлом у них был негативный опыт в такой ситуации.

Перед транспортировкой потренируйте неопытную лошадь. Подойдите с ней к погрузочной площадке, заведите внутрь и выведите из трейлера, совершите короткую поездку, чтобы она чувствовала себя увереннее и научилась сохранять равновесие на движении. Взрослым лошадям, которые продолжают сопротивляться при погрузке или плохо себя ведут в пути, вероятно, придется пройти программу снижения чувствительности и переучивания (см. гл. 24[27]).

Стресс, вызываемый транспортировкой, можно снизить, обеспечив невысокий уровень шума, комфортную температуру и влажность, хорошую вентиляцию, безопасное напольное покрытие, достаточное пространство и стабильное атмосферное давление (при авиаперелетах). Размещение животных параллельно направлению движения вызывает меньше беспокойства при начале движения и торможении, чем если они расположены перпендикулярно. Один исследователь пришел к заключению, что положение лошади в трейлере головой против движения намного сокращает как физиологический, так и психологический стресс, особенно во время торможения[28]. Чтобы лошадь могла обеспечивать равновесие в положении против хода, у нее должна быть возможность опускать, поднимать и поворачивать голову. Можно преодолеть естественный страх животного перед заходом в темное помещение, заводя его в трейлер задом наперед. Было проведено наблюдение за лошадьми, которых перевозили стоя по ходу и против направления движения. Лошади, головы которых были обращены назад, крепче стояли на ногах[29]. Они меньше ударялись о стенки трейлера и вообще меньше бились, реже теряли равновесие, в целом в течение первых 15 секунд путешествия сердцебиение у них было ниже.

Было проведено еще одно наблюдение за лошадьми, которых перевозили привязанными[30]. Частота пульса у животных, стоящих головой вперед, не отличалась значительно от аналогичного параметра у обращенных назад; однако сердцебиение во время транспортировки было гораздо чаще, чем на стоянке. В следующем исследовании изучали поведение отдельных лошадей (8 голов), перевозимых без привязи в 4-местном трейлере. 65% времени животные стояли головой против движения[31]. В стационарном положении предпочтений обнаружено не было.

Наблюдение за животными (6 голов), которых транспортировали парами в открытом грузовике, показало, что средняя частота сердцебиения у них была су-

[27] Houpt 1986.
[28] Cregier 1979; 1981; 1982.
[29] Clark и др. 1988; 1993.
[30] Smith и др. 1994a.
[31] Smith и др. 1994b.



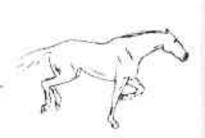
щественно ниже, когда их перевозили головой назад[32]. Лошади, стоящие по ходу, больше двигались, издавали больше звуков и держали шею в приподнятом по отношению к обычному положении. Когда при погрузке животных заводили в трейлер задом для транспортирования головой назад, их наибольший пульс был в среднем на 38 ударов в минуту ниже, чем у лошадей, которые заходили головой вперед.

В другом исследовании наблюдали за тем положением, которое выбирали лошади, перевозимые в 16-колесном трейлере без крыши, длиной 16 метров[33]. У трейлера была рессорная подвеска, стены высотой 1,7 м и рифленый алюминиевый пол без подстилки. Длина тестового пути составляла 14,4 км. На маршруте встречались колдобины, повороты различной крутизны, прямые участки, изменялась скорость, совершались резкие остановки. 12 лошадей (средний возраст 10,6 лет), участвовавших в эксперименте, перевозили привязанными слева (Л), справа (П) и без привязи. Животных тестировали группами по 4 головы. С помощью видеокамер фиксировали угол ориентации лошадей и время, проведенное в каждом положении. В положении Л лошади стояли 52% времени, развернувшись головой против движения, угол постановки задней части туловища относительно левой стены трейлера составлял 22–67°. В позиции П животные провели 59% времени, ориентируясь по ходу, угол между задней частью корпуса и правой стеной находился в рамках 22–67°. Когда лошадей перевозили без привязи, они выбирали различные углы поворота в пределах 360°, более или менее стоя по ходу движения (62%). Никаких предпочтений при выборе ориентации при плотной и малой концентрации групп установлено не было[34].

Чтобы сравнить эффект, оказываемый разными углами ориентации на поведение и способность лошадей сохранять равновесие при перевозке, провели следующий эксперимент[35]. Во время каждой поездки четырех лошадей перевозили в индивидуальных боксах 3,6x0,76 м в трейлере, использованном в предыдущем опыте. Ориентацию неподкованных животных изменяли в 4 направлениях, наклоняя их на 45° вперед, назад, ставя параллельно по ходу движения и против него. Группу подкованных лошадей тоже тестировали, поместив их параллельно головой вперед и назад. Наблюдатели отмечали движения конечностей, наклоны, удары, копание, вокализацию, мочеиспускание, дефекацию, пинки, скольжение и падения. Больше всего поскальзывались лошади, которые стояли параллельно движению головой назад. Другие положения существенного влияния на поведение и равновесие животных не оказывали. Неподкованные лошади совершали больше движений передними конечностями; в остальном подкованность не оказывала никакого существенного влияния.

[32] Waran и др. 1996.
[33] Gibbs & Friend 1999.
[34] Collins и др. 2000.
[35] Gibbs & Friend 1999.

# 24 Манипуляции, управляющие поведением



Существует множество техник, призванных управлять поведением лошадей. Экспериментальные данные, подтверждающие их эффективность, редко имеются в наличии. В этой главе мы не будем критиковать или рекламировать ту или иную методику. Мы подчеркнем базовые концепции, лежащие в основе успешного обращения с лошадьми, подтвержденные эмпирическим опытом. Эти основы способствуют не только достижению успеха в обращении с лошадьми, но и минимизации стресса, которому подвергается как человек, так и лошадь.

Сократив количество стрессообразующих факторов, можно облегчить управление поведением лошадей. Тренинг лучше проводить в знакомой обстановке. Стресс можно сократить, постепенно знакомя лошадь с новыми предметами и ситуациями. Например, скорость появления, частоту, интенсивность и продолжительность демонстрации неизвестных стимулов или новых ситуаций обычно можно контролировать и безопасно приучить к ним лошадь постепенно, в течение нескольких занятий, а не за один раз. Лошади, как правило, довольно быстро привыкают к новым предметам и адаптируются в незнакомой ситуации, если с ними заниматься подобным образом. Можно использовать методику приучения и обучающие наборы (см. гл. 7). При повторяющейся стимуляции и накоплении опыта адаптация продолжается, и лошадь развивает тенденцию приспосабливаться к последующим новым ситуациям со все большей легкостью.

Подобные методы применялись при отъеме жеребят[1]. Отмечалось, что постепенное и последовательное изменение близкой связи между кобылой и жеребенком приводило к тому, что отъем происходил без стресса как в физиологическом, так и в психологическом плане, которым сопровождалась резкая разлука с матерями в другой контрольной группе. Было обнаружено, что отъемышей лучше содержать попарно, чем поодиночке[2]. Кроме того, стало ясно, что когда отъем производился при неполной изолированности жеребенка от матери (т.е. между кобылой и жеребенком осуществлялся визуальный, голосо-

[1] Csapo 1972
[2] Houpt и др. 1984



вой и обонятельный контакт), жеребенок проявлял меньше признаков стресса, чем в случае, когда отъемыша изолировали от матери полностью[3].

Манипулирование поведением бывает успешнее, когда человек принимает во внимание врожденные тенденции, предыдущий опыт лошади и то, чему она уже обучена. Например, быстрое и направленное движение в сторону животного, не знакомого с человеком, может привести к тому, что оно отбежит на значительное расстояние (см. гл. 3). Эту дистанцию можно сократить, если приближаться медленно и постепенно, не фокусируясь на лошади и приняв безразличный вид. Вскоре лошадь поймет, что ей ничего не грозит со стороны человека, и сможет подавить инстинкт бегства. Дальнейшее знакомство лошади с человеком тоже должно происходить без физического сдерживания. Если лошадь будет ассоциировать приближающегося человека с неприятными впечатлениями, она начнет избегать его. В таком случае нужно использовать переучивание и положительное подкрепление, которое поможет преодолеть нежелание общаться с человеком. Хотя потребуются терпение и время, риск для лошади и владельца оказывается минимальным.

Рефлексы могут как препятствовать манипулированию поведением, так и помогать ему[4]. Некоторые позиционные рефлексы вызывают вытягивание или сгибание конечностей. Для того чтобы уговорить неопытного жеребенка поднять левую заднюю ногу, ассистент может воспользоваться вестибулярным и шейным рефлексами, повернув его голову вправо и слегка приподняв ее за подбородок. Правая нога при этом вытянется, а левая подогнется. Аналогично этому можно способствовать тому, чтобы жеребенок приподнял левую переднюю ногу, повернув его голову вправо и согнув шею вентрально, надавив на нос[5].

## Ранний опыт и социализация с человеком

Раннее начало общения с человеком может потенциально послужить установлению близких отношений, что благотворно скажется на последующем обращении с лошадью и ее тренинге[6]. Период повышенной восприимчивости, во время которого устанавливаются первоначальные социальные взаимоотношения, у жеребенка начинается вскоре после рождения[7]. Хорошо известно, что у новорожденных щенков первичная социализация происходит как с собакой, так и с человеком[8]. На собак эффективно влияет как пассивное присутствие человека, так и его активные действия[9].

[3] McCall и др. 1985
[4] Rooney 1981
[5] Rooney 1979
[6] Marwick 1967
[7] Waring 1970b
[8] Pfaffenberger & Scott 1959, Fox 1965
[9] Stanley & Elliot 1962, Stanley 1965



Рис. 24.1. Манекен, используемый для обеспечения новорожденного жеребенка вариантом пассивной социализации с человеком. (Waring 1970b)

Работы автора в 1960–70 гг. базировались на предположении, что жеребята в период повышенной восприимчивости тоже способны устанавливать долгосрочную привязанность как с представителями собственного вида, так и с людьми.

Для проверки этого предположения начинали контактировать с разной степенью интенсивности с новорожденными жеребятами американской верховой породы; контакты осуществлялись спустя некоторое время – от 5 минут до 15 часов – после рождения. Чтобы не произошел эксклюзивный импринтинг на человека, исследователи старались не мешать развитию связи кобыла-жеребенок.

Результаты были впечатляющие, но не окончательные. Эксперимент 1969 года может послужить иллюстрацией. Через 5 минут после рождения двух жеребят отделили от матерей и передали людям, которые принялись их ласкать. На 70 минуте жизни их вернули матерям. Третий жеребенок не разлучался с матерью. Он мог наблюдать человека, который пассивно сидел на стуле в деннике от 1 по 6 часов после родов. Четвертого жеребенка дополнительно покормили из бутылочки на 5 и 6 часу его жизни, кроме того, в его деннике на протяжении 83 часов находился манекен человека (рис. 24.1). Пятому и шестому жеребятам в денник поставили манекен на 40 часов и 84 часа соответственно.



**Таблица 24.1. Сравнительная реакция 6 жеребят, имеющих разную степень социализации с человеком.** (Waring 1972)

Тип предыдущего опыта:

| | |
|---|---|
| А. Активное общение | Жеребята № 1 и № 2 были отделены от матери и люди ласкали их с 5 по 70 минуту жизни. |
| Б. Пассивный опыт | В деннике жеребенка № 3 пассивно присутствовал человек с 1 по 6 час жизни. Жеребенка № 4 дополнительно покормили из бутылочки между 5 и 6 часом жизни |
| В. Манекен | В деннике жеребенка № 4 в течение 83 часов стоял человеческий манекен. У жеребенка № 5 манекен находился 40 часов, у № 6 – 84 часа. |

**Реакция жеребят***

| Реакция на недоуздок и проводку | День 1 | | | | | День 2 | | | | | День 90 | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | IV | V | I | II | III | IV | V | I | II | III | IV | V | VI |
| Избегание стоящего человека | ° | ° | ° | ° | ° | + | ° | + | ° | ° | | | | | | |
| Протест при надевании недоуздка | ° | ° | ° | + | + | + | ° | + | ° | + | + | + | + | ++ | + | ++ |
| Отказ следовать за человеком | ° | ° | ° | ° | + | ° | ° | ° | ° | ° | ° | + | + | ++ | + | + |
| Упирается [illegible], когда ведут | + | ° | ° | ° | + | ° | ° | + | ° | ° | + | + | + | + | ++ | ++ |
| Попытка встать на свечку или упасть | ° | ° | ° | ° | ° | ° | ° | ° | ° | ° | ° | ++ | ++ | + | ++ | ° |
| Протест в адрес [illegible] человека | ° | ° | ° | ° | + | ° | ° | ° | ° | ° | ° | + | + | ++ | + | + |
| Беспокойство в конце сессии | ° | ° | ° | ° | + | ° | ° | ° | ° | ° | + | ++ | ++ | ++ | ++ | ++ |

* Варианты ответов: ° = отсутствие реакции, + = есть реакция, ++ = сильная реакция.

Чтобы протестировать эффективность проведенного опыта, в первый день жеребят №№ 1–5 по одному проводили в недоуздке по двору в течение 10–15 минут. Люди направляли и подбадривали жеребят тактильными воздействиями и голосом. Второй ассистент вел рядом мать жеребенка. Подобную процедуру повторили на второй день. После этого жеребят ни разу не водили на недоуздке и не уделяли им избыточного внимания, пока им не исполнилось 3 месяца. В 3-месячном возрасте всех шестерых жеребят вывели на недоуздке во двор.

Сравнительная реакция жеребят представлена в таблице 24.1. Во время первой проводки затруднения были только с пятым жеребенком, который меньше общался с человеком. Во время второй проводки на первого, третьего и пятого жеребенка было трудно надеть недоуздок, но сложностей с самой проводкой не было.

Во время сессии, проводимой спустя 3 месяца, все жеребята протестовали против надевания недоуздка. Послушным был только жеребенок №1. Жеребята №№ 2–5 упрямились и протестовали против недоуздка во время всей сессии проводки. Жеребенок № 6, которого водили в руках впервые, был напуган и сконфужен, но не проявлял такой реакции, характерной для жеребят №№ 2–5.

Трудно отделить эффект раннего общения от таких факторов, как наследственность, влияние матери и предыдущий опыт, полученный в процессе ухода и содержания на конюшне как кобылы, так и жеребенка. Несмотря на это, активная и пассивная социализация с человеком оказывает влияние на новорожденного. Было интересно наблюдать, как после первой сессии жеребенка № 2 выпустили в леваду, где находилась его мать, а затем он вскоре вернулся и уснул, лежа на боку, приблизительно в 2 метрах от человека. После второй сессии жеребенка № 3 тоже выпустили в загон. Он следовал за человеком, который привел его, пока мать не отогнала его.

Отношения жеребят с человеком во время первой выводки зависели от того, сколько времени до этого длилось взаимодействие детенышей с людьми. Более длительное общение приводило к лучшим результатам. Во время второй сессии для жеребят, лишенных продолжительного общения или пассивного присутствия человека, было характерно первоначальное избегание. Однако после того как недоуздок был надет, жеребята стали управляемыми. Трехмесячный перерыв в социализации с человеком существенно снизил эффект от раннего общения с людьми. И количество, и качество контактов в период повышенной восприимчивости оказались важными для установления долгосрочных ассоциаций.

Жеребята, с которыми люди общались вскоре после их рождения, развили нормальные отношения со своими матерями. Однако по сравнению с детенышами, лишенными такого общения, они были более отважными и любопытными и активнее исследовали окружающий мир. Когда их впервые выпустили в леваду, они быстрее предприняли попытку отойти от матерей и отошли на большую дистанцию. Эти жеребята охотно приближались к другим животным и вели себя более самостоятельно. Разница в поведении становилась еще более очевидной по мере взросления. Активное поведение вынуждало кобыл больше времени уделять своим жеребятам, предотвращая их контакты с чужаками. Жеребята, не общавшиеся с человеком, предпочитали держаться рядом с матерями. Однако любопытные детеныши подвергались большей опасности из-за своей неосторожности.



Одно из преимуществ раннего установления отношений между жеребенком и человеком заключается в том, что оно облегчает дальнейшее обращение с животным. Жеребенок меньше подвергается стрессу. Уход и обращение с ним требуют минимальных усилий от человека, его легко научить давать ноги, спокойно воспринимать прикосновения к различным частям тела. В дальнейшем взаимоотношения развиваются и способствуют успешным тренировкам.

В ходе раннего общения с человеком жеребенка физически легко приучить расслабляться при ограничении подвижности. Для этого жеребенка обнимают руками, как показано на рисунке 24.2, и не отпускают, пока он не расслабится. Такое приучение может быть полезно в будущем, например, на случай, если лошадь запутается в проволоке, амуниции и т.д. Она будет спокойно ждать помощи и не станет биться и вырываться, нанося себе еще большие повреждения.

При изучении раннего общения жеребят с человеком было обнаружено, что социализированные с человеком жеребята склонны относиться к людям как к соплеменникам и ровне. Поэтому их игры и агрессия могут представ-



**Рис. 24.2.** Техника приучения новорожденного жеребенка к ограничению подвижности.

лять опасность для человека. Хотя похожее явление наблюдается и у собак[10], в этом случае человек не так сильно рискует, поскольку собаки ведут себя деликатнее, а щенки имеют небольшие размеры. По мере развития жеребята могут отказаться подчиняться только благодаря ранней социализации с людьми. Тогда человеку придется заново восстанавливать доминантную позицию. По крайней мере, с жеребятами-подростками приходится повторять это на каждом занятии.

Проводились научные исследования для оценки преимуществ раннего общения с жеребятами[11]. Например, 10 жеребят разбили на 2 группы. Группа раннего общения (ГРО) 5 дней в неделю по 10 минут контактировала с людьми. Контакты начались через 24 часа после рождения жеребят и продолжались до 42 дня жизни. Затем был сделан перерыв до 85 дня. Группа позднего общения (ГПО) не имела контактов с человеком до 43 дня жизни. Затем они стали общаться с людьми 5 дней в неделю по 10 минут до 84 дня. На 85 день эксперимента на каждого жеребенка надели недоуздок и 10 минут водили на чембуре в течение 5 дней. Группа раннего общения лучше прошла тестирование. По сравнению с детенышами из ГПО, жеребятам из ГРО потребовалось меньше времени, чтобы ($P \leq 0{,}05$) сделать первый шаг вперед, проделать 5 последующих шагов и пройти 20 метров. Кроме того, экзаменаторы дали жеребятам из ГРО более высокий балл прохождения теста ($P \leq 0{,}01$). В другом исследовании отмечалось, что жеребята, имеющие опыт раннего общения с человеком, обучаются легче тех, которые в первый год жизни не имели контактов с людьми[12].

Несмотря на необходимость дальнейших исследований, уже сейчас с уверенностью можно сказать, что ранняя социализация с человеком позитивно влияет на жеребят, помогая им контролировать страх, легче адаптироваться в новой обстановке, делает их более самостоятельными, управляемыми и открытыми к общению с миром. Желательность развития таких характеристик у своей лошади должен оценить каждый владелец, чтобы это наилучшим образом совпадало с планируемым предназначением каждой конкретной лошади в будущем. Раннее общение жеребенка с человеком может положить начало процессу тренировок и обучения и продолжаться всю жизнь.

## Тренинг

Одной из главных потребностей конной индустрии является определение способности лошади к тренингу, прежде чем значительное время и

[10] Fox 1965
[11] Mal & McCall 1996
[12] Heird и др. 1981



средства будут потрачены на конкретное животное. Естественно, наблюдаются различия; некоторые лошади оказываются более способными к обучению, чем другие. Наследственность тоже оказывает влияние. Были проведены тесты на эмоциональность[13], скорость реакции на стимуляцию[14] и черты характера[15]. Получить общую согласованную оценку лошади от разных тренеров или объективно определить ее способность к обучению, вероятно, окажется так же трудно, как и в случае, когда исследователи пытались по оценке поведения определить возможность использования лошадей в программах терапевтической верховой езды[16]. Мнения относительно тренировок разнятся, и все эти вопросы весьма сложны. Тренинг является искусством, которое должно учитывать индивидуальность лошади, ее предыдущий опыт, отзывчивость по отношению к тренеру, способность запоминать и другие факторы.

## Окружающая обстановка во время тренировки

Очень важно во время тренировки обеспечить подходящую обстановку. Прогресс обычно достигается скорее, если лошадь ничто не пугает и не отвлекает. Отличным местом для занятий является круглая бочка, обшитая досками. Заложив основы, можно приучать лошадь тренироваться и в другой обстановке.

Когда лошадь обучают новой команде, благоразумно обеспечить ей все условия для правильной реакции, нежели дать возможность совершить ошибку. В бочке или в манеже гораздо ниже риск потери контроля. Вспомогательные средства, такие как мартингалы, барьеры, углы, изогнутые поворoты или же помощь ассистента в равной степени могут содействовать получению правильной реакции и сократить возможность нежелательной реакции. Поскольку у лошадей существует тенденция повторять предыдущую реакцию, важно, чтобы первая реакция была правильной.

Приучение к окружающей обстановке может стать важным первым шагом в программе тренировок. Надо дать лошади адаптироваться к обстановке, демонстрируя ей несколько раз или постоянно пугающий или необычный стимул. Например, животному может потребоваться время, чтобы привыкнуть к разным деталям амуниции или к новому человеку перед тем как приступать к дальнейшим занятиям. Во многих случаях чтобы приучить к седлу, лошади дают с ним ознакомиться, потом показывают вальтрап, гладят им по спине и другим частям тела.

[13] Mathes 1993; Houpt & Kusunose 2000; McCann и др. 1988a & Wolff и др. 1997
[14] Mackenzie & Thiboutot 1997
[15] Visser 2002
[16] Anderson и др. 1999

## Основы тренинга

Хороший тренер имеет представление не только о поведении лошадей в целом, но и о характерных особенностях конкретной лошади, которую он тренирует. Врожденные черты и приобретенные привычки могут способствовать тренингу или затруднять его. Некоторые черты, которые ставят в тупик одного тренера, могут быть использованы с выгодой другим. Некоторые лошади обучаются быстрее, чем другие, и достигают более высокого уровня. Атлетические возможности лошадей тоже варьируются, так же как и эмоциональность, внимательность и способность воспринимать сигналы от человека. Тренировки должны проходить по систематическому плану развития одних черт и изменению других. Иногда план приходится изменять, чтобы привести его в соответствие с возможностями и развитием лошади.

С самого начала занятий тренер должен узнать о предшествующем опыте лошади, о том, что она любит и чего не любит, об ее отзывчивости и темпераменте. Тренеры часто уделяют время тому, чтобы познакомиться с лошадью как индивидуумом и дают ей возможность узнать человека, который будет с ней заниматься. С лошадью обращаются и разговаривают в спокойной манере. При любой возможности переходят к близкому контакту, при котором лошадь может обнюхать и потыкаться мордой, при этом поглаживают лошадь по шее, холке и лицу. Некоторые хозяева предпочитают использовать во время таких сеансов специфические звуки и прикосновения. Главная цель этих манипуляций – завоевать доверие лошади и дать ей расслабиться.

Тренинг часто строится на уже существующих связях стимул-реакция. Например, врожденная реакция избегания определенных стимулов может быть использована для развития новых ассоциаций. Занимаясь в бочке или на корде, тренер может, изменив позу, заставить лошадь двигаться вперед или остановиться. Благодаря рефлексу бегства (см. гл. 3) человек может выслать лошадь вперед, приблизившись к ней сзади. Если затем человек меняет направление, так что лошадь двигается, приближаясь к нему, лошади придется остановиться. Длинный хлыст служит как продолжение руки тренера перед лошадью или за ней, так что тренер порой почти не двигается с места. На тренировке команды «вперед» или «стоп» можно подавать вместе с уже известными стимулами, чтобы лошадь училась отвечать на определенную команду (тактический, визуальный или голосовой сигнал). В ходе парной отработки команда должна непосредственно предшествовать воздействию эффективного стимула.

Каждой реакции должна соответствовать специфическая команда. Ее нужно подавать так, чтобы лошадь могла четко распознать ее. Перед тем как приступать к работе на быстрых аллюрах и освоению сложных элементов лошадей учат командам «шагом», «стоп», «поворот». Многие тренеры предпочитают перед занятием верхом поработать с лошадью на корде или в руках.



Постепенный и последовательный переход от простого к сложному укрепляет взаимопонимание между тренером и лошадью[17]. Животные становятся более восприимчивыми к сигналам тренера, а человек может точнее оценить их способности. Можно использовать многочисленные занятия, шейпинг (формирование навыка), а также феномен развития схемы и методики обучения для преодоления трудностей в тренировках.

Успех в тренинге достигается за счет своевременного чередования вознаграждения и наказания. Как позитивное, так и отрицательное подкрепление увеличивает возможность достижения правильного поведения. Подкрепление может быть первичным, например лакомство, и вторичным (ассоциация с первичным подкреплением, например, словесная похвала). Лошади склонны повторять действия, повлекшие за собой позитивное подкрепление (лошадь подошла на зов, за это ей дали морковку). Негативное подкрепление, напротив, заставляет животное избегать повторения действия, за которым последовал дискомфорт. Как правило, негативное подкрепление применяется, пока лошадь не отреагирует правильно. Таким образом, когда тренер заканчивает отрицательную стимуляцию, она ощущает облегчение. Прекращая негативное подкрепление, человек вознаграждает лошадь. Шпоры и железо являются разновидностью отрицательной стимуляции. Лошадь учится уменьшать силу его воздействия, реагируя быстрее и эффективнее. Негативное подкрепление отличается от наказания. Наказание следует за нежелательным поведением, предотвращая его повторение[18].

Для эффективного и четкого установления связи команда-реакция награда или наказание должны следовать сразу же за реакцией. Это особенно важно, когда лошадь наказывают, поскольку она связывает наказание с тем, что сделала только что. Если запоздать и наказать лошадь после того, как она сделала что-то правильно, она свяжет наказание с последними действиями и перестанет реагировать как нужно. Точно так же поощрение после проявления нежелательного поведения научит лошадь снова и снова действовать так же, чтобы получить награду. Таким образом, нежелательное поведение часто является результатом несвоевременной и несправедливой награды (или наказания)[19].

Тренинг лошади, как правило, представляет собой сочетание вознаграждения и наказания. Наградой может служить устная похвала и поглаживание по шее. Можно вознаградить животное, убрав давление и устранив дискомфорт. В качестве наказания служит недовольный голос и удар хлыстом. Веками изменялись методики сочетания и степень применения положительного и отрицательного подкрепления и наказания. Иногда акцент ставился на негативной

[17] Potter & Yeats 1990
[18] Voith 1986, McCall 1990
[19] Slade 1980, Mills & Nankervis 1999

стимуляции и наказании. Это методы так называемого *обусловленного избегания, обусловленного избавления* или *наказания*[20]. В соответствии с последним подходом животное *наказывают* за неправильную реакцию. Пример применения метода *обусловленного избегания* – на рот лошади оказывается сильное воздействие железом: чтобы от него избавиться, лошадь должна уступить и выполнить определенное действие. С помощью техники *обусловленного избегания* лошадь учится не допускать силового воздействия (шпоры), быстрее реагируя на слабый стимул (шенкель).

В начале обучения методом *позитивного подкрепления* поощрение следует каждый раз, когда лошадь реагирует правильно. Однако после усвоения команды позитивное подкрепление дается с интервалами. Интервалы надо увеличивать постепенно, тогда эффективность данной методики будет выше. Если лошадь всегда вознаграждали и вдруг прекратить поощрение, она окажется в замешательстве. В течение занятия позитивное подкрепление должно оставаться весьма желательным для лошади; следует избегать ее пресыщения наградой. Карл Питтс[21], пользуясь эксклюзивно техникой позитивного подкрепления, смог быстро обучить неопытного 2-летнего мерина голосовым командам для езды верхом и прыжков. Кроме того, он научил его вести себя агрессивно по отношению к другим лошадям на пастбище. В качестве позитивного подкрепления служила небольшая порция разбавленного кленового сиропа.

Техника шейпинга (формирования навыка) может быть использована для постепенного достижения желаемой реакции. При использовании этого метода животное получает подкрепление каждое за успешное приближение к желаемому конечному результату. Для начала ее вознаграждают за общую реакцию, следующее подкрепление она получает немедленно после дальнейшего приближения к желаемому результату, и так далее. Так действуют до тех пор, пока не будет получена желаемая реакция.

Люди, занимающиеся с лошадьми, могут развить у них доверие к человеку. Как отмечалось выше, этого можно достичь путем раннего общения и социализации с новорожденным жеребенком. Общение и тренинг могут начаться прямо с рождения и продолжаться непрерывно, или произойти позже. Несмотря на то, когда начались занятия, доверие лошади можно завоевать, постепенно знакомя ее с новыми предметами и обстановкой. Если животное пугается чего-либо, человек может помочь ему. Для этого нужно остановить лошадь, развернуть к пугающему объекту и дать ей исследовать его на расстоянии. Когда она немного успокоится и перестанет бояться, можно постепенно приблизиться к нему. Цель – сократить дистанцию бегства (см. гл. 3). После

[20] Fiske 1979

[21] Carl Pitts (личное общение)



того как лошадь привыкнет, можно попросить ее проследовать мимо объекта медленным аллюром. Чтобы выполнить это, человек должен несколько раз направить лошадь к подозрительному объекту и проследовать мимо него на безопасном расстоянии. Таким образом лошадь поймет, что можно миновать предметы, не подходя к ним.

Если лошадь начала демонстрировать нежелательное поведение, лучше скорректировать ее в самом начале, пока это поведение не переросло в привычку и не укоренилось. Иногда бывает достаточно не подкреплять нежелательные действия, и они прекратятся сами собой. Это так называемый эффект затухания. К сожалению, от большинства нежелательных действий не так легко избавиться. Например, конюшенные пороки, вызванные скукой, стимулируют сами себя. Для коррекции в первую очередь нужно выяснить причины такого поведения. Ими могут быть отсутствие общения с другими лошадьми, страх, переизбыток энергии вследствие недостатка движения, неправильное обращение, заболевание, травмы, несбалансированное питание и т.д. Правильный диагноз поможет избежать ухудшения ситуации. Часто бывает полезно сменить обстановку. Наказанием нельзя исправить нежелательное поведение, вызванное страхом (например, отказ лошади переходить ручей вброд или отбивание во время манипуляций с копытами и ногами). Жестокое обращение может на время подавить нежелательное поведение, усугубив на самом деле проблему[22]. Исправить положение можно лишь устранив причину страха.

Избавление от нежелательного поведения может основываться на тех же принципах, что и тренинг лошади. Обычно лошадь учат тому, что она может дать иную реакцию, более приемлемую. Тренер вырабатывает альтернативную реакцию с помощью обусловливающих техник и подкрепления, как правило, позитивного.

Пугливых лошадей переучивают с помощью техники снижения чувствительности и метода погружения. Чтобы снизить чувствительность, лошади постепенно показывают пугающий ее предмет, постепенно увеличивая время и интенсивность демонстрации, пока она окончательно не расслабится. Повторяя эту процедуру изо дня в день, можно добиться полного исчезновения страха. Эта техника требует терпения и времени. Метод погружения заключается в избавлении от страха путем привыкания. Эта техника подходит не для всех ситуаций. Естественно, процесс приучения необходимо сделать максимально безопасным, и у лошади не должно быть возможности убежать. Животное на некоторое время помещают в пугающую его обстановку, иногда несколько раз. Задача состоит в том, чтобы снизить степень страха, доказав лошади, что ей ничто не угрожает, повторяя ситуа-

[22] Voith 1979a

цию. Для достижения долгосрочного эффекта снижения чувствительности и погружения их нужно периодически повторять, особенно важно менять места проведения занятий.

Контркондицинирование (переучивание) – техника, которая заменяет нежелательное поведение желательным. Вначале тренер добивается ответа (например, остановки), который несовместим с нежелательным поведением (например, уходом). В процессе повторяющихся попыток лошадь учится с готовностью отвечать на сигналы тренера, например на голосовые команды, и получает вознаграждение только в случае правильного ответа. В дальнейшем эту процедуру, основанную на создании связи сигнал-реакция, повторяют в разных местах и при различных обстоятельствах. Подкрепление (вознаграждение) дается сначала за каждую правильную реакцию, затем через некоторые интервалы. В конце концов лошадь, которая демонстрировала нежелательное поведение (беспокойно пыталась уйти), учится вести себя правильно (стоять спокойно по голосовой команде человека). При решении поведенческих проблем зачастую техники комбинируются, например снижение чувствительности и обратное кондиционирование.

При использовании любой из техник человек должен быть терпелив и последователен; эти качества необходимы, так как в процессе корректировки поведенческих проблем иногда могут потребоваться сотни и даже тысячи повторений. Спешка в таком деле неприемлема и граничит с риском. Нужно вести себя спокойно, ровно, вызывать доверие. Тренеры редко добиваются успеха, если не чувствуют уверенности в себе, не могут контролировать свои эмоции и позволяют лошади занять доминантное положение.

Внимательные и отзывчивые лошади обучаются наиболее эффективно, так что тренеры обычно пытаются обеспечивать мотивацию и избегать скуки, так же как и чересчур интенсивной работы. Занятия как правило продолжаются от 5 до 15 минут, редко превышая 30 минут. Несколько коротких занятий обычно позволяют достичь большего, чем одно продолжительное. Когда распорядок занятий становится постоянным, вырабатываются привычки и определенные ожидания.

Окончание тренировки человек должен рассматривать как позитивное подкрепление. Таким образом, важно, чтобы в конце была серия правильных ответов со стороны лошади. Чтобы не поощрять нежелательное поведение или неправильный ответ, или если лошадь еще не освоила новую задачу, перед окончанием тренировочной сессии может оказаться необходимым вернуться к уже выученному уроку. По этим причинам некоторые владельцы предпочитают перед окончанием занятия, на котором их лошадь тренировал другой человек, самим провести короткую тренировку.



## Ограничение подвижности

Обездвиживание лошади или жесткая техника удушения лошади до повала иногда применялись для диких и неуправляемых лошадей, чтобы обеспечить человеку взаимодействие с животным. Например, наблюдали за тем как американские индейцы укрощали диких мустангов за один раз, повалив их на землю. Затем они принимались трогать и гладить их (особенно по голове) и лишь потом разрешали подняться[23]. Сукцинилхолин хлорид применялся для повала агрессивной лошади и ее полного обездвижения, в то время как она оставалась в сознании[24]. Открытое сопротивление лошади человеку после применения такой техники было существенно снижено. Этот тип методик делает лошадь покорной человеку. Последующее обращение призвано поддержать в лошади готовность позволить человеку контактировать с ней и совершать необходимые манипуляции.

Разновидностью обездвиживания, применяемого для усмирения неуправляемой и агрессивной лошади, является использование специального бокса, по размерам немного превышающего животное. Лошадь помещают в такой бокс с окошком, дверь закрывают, и только ее голова остается снаружи. Сверху засыпают пшеницу (зерно, песок), которые покрывает тело животного. Лошадь оказывается обездвиженной. В таком положении ее оставляют на 20-30 минут, постоянно гладя ее по голове. Затем пшеницу высыпают через специальные отверстия в полу бокса. После того как лошадь оказывается свободной от давления зерна, успокаивающий эффект длится в течение 30 минут. В это время ее активно, но деликатно гладят по всему телу, чтобы показать ей, что контакт с человеком не причиняет ей вреда.

Помимо использования для усмирения неуправляемых лошадей, обездвиживающие техники применяются для того, чтобы снизить риск, которым подвергается человек, сама лошадь или другие животные во время определенных процедур, в частности медицинских. В большинстве случаев тренинг не рассматривается в качестве практической альтернативы, способной обеспечить безопасность и понизить вероятность нежелательных движений. Ограничение подвижности является попыткой преодолеть врожденное стремление лошади убежать от опасности или проявить агрессию во время контакта. Разработаны многочисленные техники обездвиживания[25].

Часто к лошади, которая по предыдущему опыту научилась нормально воспринимать разные виды обращения с ней, ограничение подвижности почти не применяется. Но даже хорошо воспитанная лошадь может начать буянить от страха или боли. Меры предосторожности (частичное ограничение) в этом случае могут оказаться очень важными. Но в любом случае строгость приме-

[23] Catlin 1857
[24] Miller 1966
[25] Leahy & Barrow 1953, Fraser 1967; Catcott & Smithcors 1972, Brownlow & Hutchins 1991; Rose & Wright 1991, Fowler 1995

няемых мер не должна выходить за границы необходимости для конкретной процедуры; лошадь может сопротивляться ограничению больше, чем самой процедуре. Поскольку приемы и инструменты, используемые для ограничения, могут сами по себе быть источником беспокойства животного, полезно проводить практические занятия, во время которых постепенно и с определенной периодичностью представлять лошади одновременные стимулы, чтобы она привыкла и перестала пугаться.

Физическое ограничение подвижности нужно производить уверенно и спокойно. Лошади при слабом и неуверенном контроле могут сильно нервничать и становиться неуправляемыми. Иногда животные сопротивляются определенному методу ограничения, тогда стоит воспользоваться другим способом. Как правило, приспособления для ограничения подвижности удерживают вручную, чтобы иметь возможность быстро освободить лошадь. Если фиксация производится с помощью веревок, узлы и застежки должны легко развязываться и открываться от натяжения. Для фиксации нужно выбрать подходящее место, обратив особое внимание на грунт, и подготовить его так, чтобы обеспечивалась безопасность, возможность продолжительного удерживания лошади и проведения необходимой процедуры.

Как минимум, можно зафиксировать хотя бы голову, если под рукой нет ничего, кроме недоуздка и чембура. Некоторые владельцы используют в дополнение к недоуздку металлическую цепку, которой обматывают морду лошади, пропускают под нижней челюстью, через рот, или поверх верхней десны, чтобы лучше контролировать животное[26]. Удила тоже применяют для фиксации.



**Рис. 24.3.** Закрутка – один из наиболее часто используемых методов, применяемых для сдерживания.

[26] Vaughan 1972; Rose & Wright 1991.



Если процедура длится меньше 10 минут, обычно используют закрутку (рис. 24.3), обеспечивая сдерживание головы и неподвижность тела лошади. В некоторых случаях аналогичный эффект оказывает крепкий зажим уха или складки кожи позади плеча.

С различным успехом применяют как самодельные, так и фирменные устройства, действующие с различной степенью эффективности. Принцип действия закрутки заключается в сильном давлении на чувствительную зону верхней губы в области резцов. До того как открыли систему выброса

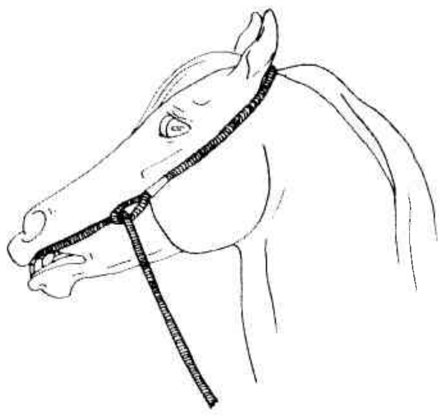


**Рис. 24.4.** Разновидность военной уздечки, которая оказывает давление на десны над верхними резцами.

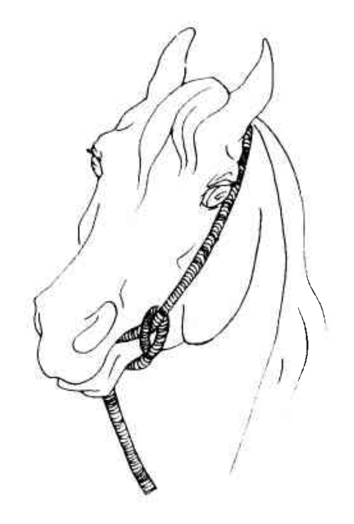


**Рис. 24.5.** Разновидность военной уздечки, которая оказывает давление на нижнюю челюсть. При натяжении веревки давление усиливается.

эндорфинов-энкефалинов-динорфинов, полагали, что закрутка отвлекает внимание лошади от участка тела, где проводится неприятная процедура. Однако в 1984 году было обнаружено, что наложение закрутки повышает концентрацию β-эндорфинов в плазме крови. Частота сердцебиения у лошади, которой во время процедуры наложили закрутку, выросла на 8%, тогда как сердцебиение животного, которого не фиксировали, увеличилось на 22%. У лошадей, подвергшихся закрутке, действие морфина блокируется налоксоном, что предотвращает брадикардию. Предполагают, что этот эффект на сердечную деятельность оказывают эндорфины.

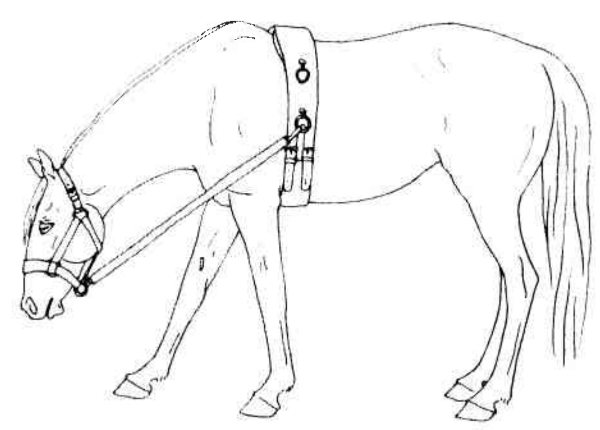


**Рис. 24.6.** Крепкая палка, прикрепленная сбоку, может использоваться для того, чтобы не дать лошади возможности лизать или кусать рану в области задов.

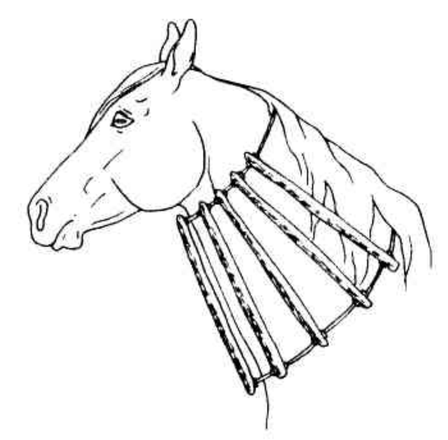


**Рис. 24.7.** Ошейник в виде шины ограничивает движения головы и не позволяет лошади опустить шею. Его применяют, чтобы предотвратить зализывание ран, расположенных в любом месте. (Leahy & Barrow 1953)



С помощью военной уздечки или веревочного гэга можно эффективно обездвижить лошадь, если действовать с осторожностью. Веревка проходит по затылку и по верхней десне под губой (см. рис. 24.4) или вокруг нижней челюсти (см. рис. 24.5). Затягивание веревки причиняет локальный дискомфорт, вероятно, происходит выброс эндорфинов, и лошадь замирает.

Иногда приходится фиксировать голову лошади так, чтобы она не могла дотянуться до раны и зализать ее. Палка, прикрепленная сбоку к седелке и недоуздку, не дает лошади добраться до задних ног, но позволяет ей пастись, опустив голову (см. рис. 24.6). Ошейник в виде шины ограничивает подвижность головы так, что лошадь не сможет дотянуться ни до передов, ни до задов (см. рис. 24.7).

Для ограничения движения конечностей используют разнообразные путы.

Например, с помощью веревки или ремня можно зафиксировать переднюю ногу в согнутом состоянии (см. рис. 24.8). Обе передние ноги можно связать вместе канатом или тесьмой над бабками.

Случная шлея ограничивает подвижность задних конечностей. Ее используют, чтобы кобыла не отбила в ходе случки или гинекологического исследования. Такую шлею делают из веревок, кожи или тесьмы; вариант, показанный на рисунке 24.9, позволяет лошади двигаться шагом, но не дает ей отбивать.

Если лошадь более-менее контролируется, ее подвижность можно ограничить, приподняв руками переднюю или заднюю ногу и зафиксировав за пястную/плюсневую кость или бабку. Чтобы сделать укол в нижнюю часть задней конечности, приподнимают ногу с противоположной стороны и удерживают ее по направлению вперед, прижав к животу.

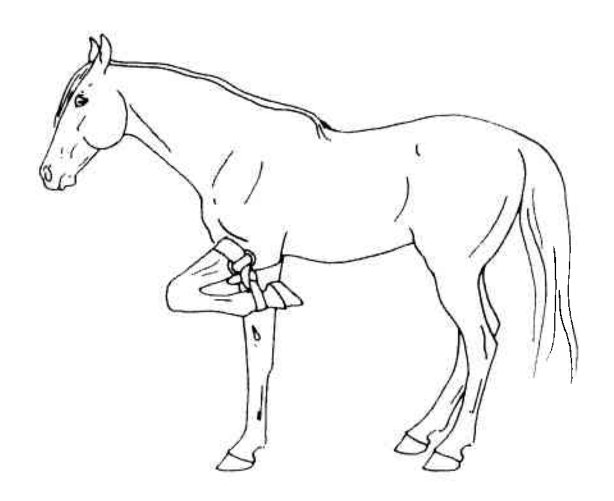


**Рис. 24.8.** Пута из путлищ, которые используют, чтобы обездвижить лошадь во время проведения процедур. (Leahy & Barrow 1953)

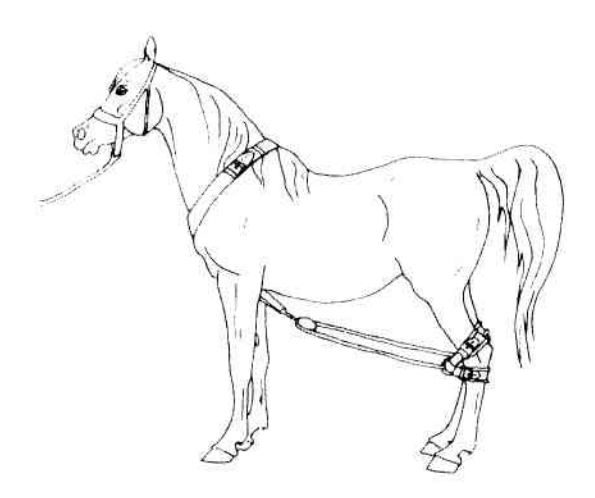


**Рис. 24.9.** Случная шлея, которую надевают на кобыл, чтобы предотвратить отбивание. Благодаря специальной конструкции спутанная подобным образом лошадь может ходить.

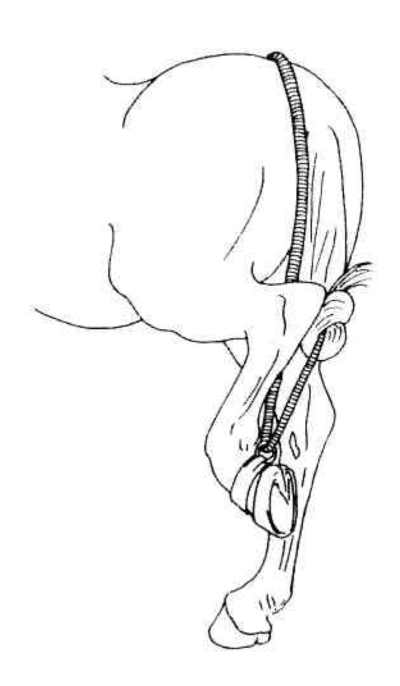


**Рис. 24.10.** Техника подъема и фиксации задней конечности с помощью хвоста.



Лошадь можно также обездвижить с помощью ее собственного хвоста. Завернув хвост вручную на спину или вбок, можно предотвратить отбивание и облегчить ректальное или мочеполовое обследование. С помощью веревки, привязанной в области последнего копчикового позвонка, хвост существенно удлиняется, что позволяет использовать его для ограничения подвижности тазовых конечностей или даже для поддержки задней ноги во время проведения процедур. В последнем случае веревку пропускают по спине лошади через пах противоположной конечности и продевают в кольцо ремня, которое надето на поднимаемую ногу (см. рис. 24.10). Этот метод фиксации требует помощи ассистента.

Двойные развязки, крепящиеся с двух сторон к недоуздку, как правило, используют для ограничения подвижности лошади во время чистки, седловки и стандартных процедур, требующих фиксации стоя.

Станок – приспособление из дерева или металла, которое предотвращает движения лошади вбок, вперед и назад, но дает возможность совершать медицинские процедуры. Например, можно использовать два ряда столбов или серию поперечных перекладин, прикрепленных к угловому столбу. Длина и ширина станка подгоняется по размерам конкретного животного.

Стропы обычно применяют для подвешивания лошадей в стоячем положении. Во избежание физиологических осложнений животное должно быть в состоянии частично поддерживать собственный вес. Иногда лошадей подвешивают, чтобы помочь им подняться на ноги. Один широкий ремень, имеющий дополнительную петлю, охватывающую грудь, пропускают под животом, другой вокруг задов и присоединяют эту систему к единому блоку, расположенному сверху[27].

Пугливых лошадей можно успокоить, прикрыв им блиндерами глаза и ограничив количество поступающей визуально информации.

Иногда требуется заставить лошадь принять лежачее положение. Пони или маленькую лошадь можно опрокинуть вручную. Для этого надо встать сбоку от животного, взяться одной рукой за недоуздок, а другой за хвост (пропущенный ассистентом через пах с противоположной стороны), согнуть голову к хвосту и потянуть ее вверх, так что лошадь падает к ногам человека. Больших лошадей валят с помощью специального снаряжения. Существует много разновидностей, изготовленных из веревок, кожи или тесьмы. Чтобы выполнить повал, надо подвести под корпус задние ноги лошади, потянув за веревки, которыми они обвязаны. При использовании конструкции, показанной на рисунке 24.11, первый ассистент тянет за веревку с одной стороны, другой внезапно дергает за другую веревку в противоположном направлении,

27 Vaughan 1972

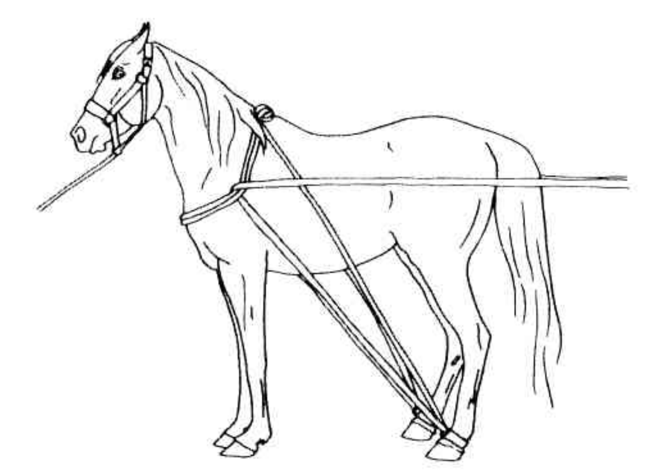


**Рис. 24.11.** Двусторонняя конструкция, используемая для приведения лошади в лежачее положение, при натяжении боковых веревок одновременно в разных направлениях. (Leahy & Barrow 1953)

а третий контролирует чембуром, пристегнутым к недоуздку, процесс повала и фиксирует голову лежащей лошади. Далее конечности связывают в согнутом или выпрямленном положении.

Сегодня все большее распространение получают химические способы повала лошадей[28]. В ходе таких процедур надо контролировать животное с помощью недоуздка, чтобы оно не опрокинулось на спину, не ударилось об стену или стационарные предметы. В некоторых случаях применяют миорелаксанты, которые вызывают мышечное расслабление, но не приводят к потере сознания (сукцинилхолин). Иногда прибегают к комбинации анестетиков.

Под действием общего наркоза потеря способности сохранять стоячее положение наступает на 2 стадии. Это иногда следует после периода беспокойства и даже возбуждения (это зависит от темперамента животного, окружающей обстановки и выбранного препарата). Даже на 2 стадии стимуляция должна быть минимальной, чтобы избежать напряжения и возбуждения. В это время рефлексы обостряются, иногда наблюдается нистагм, сопровождающийся миганием, зрачки расширяются, усиливается мышечный тонус и дыхание становится нерегулярным. По мере усиления наркоза наступает первый уровень третьей стадии (стадия хирургической анестезии). Лошадь перестает реагировать на боль. Зрачки сужаются (за исключением применения некоторых медикаментов). Пальпебральный, анальный и роговичный рефлексы наблюдаются при поверхностном уровне (уровень 1) стадии хирургической анестезии, но по

[28] Brownlow & Hutchins 1991



мере усиления наркоза отключаются. Дыхание и сердцебиение выравниваются, наступает релаксация мускулов. У лошади на глубочайшем уровне (уровень 4) хирургической анестезии, на что указывают полностью расширенные зрачки и сочащаяся моча, дыхательная и сердечнососудистая функции серьезно угнетены. Если лошадь в это время не вывести из этого состояния, вероятен летальный исход, поэтому такого глубокого погружения следует избегать. Длительность и характер восстановления после действия анестезии зависит от используемого препарата. Во время отхода от наркоза надо следить, чтобы лошадь не поранилась, поскольку у нее нарушена координация движений. Чаще сопротивление наблюдается у животных, которым не делали предварительной инъекции транквилизаторов, сильно ограничивали подвижность или стимулировали в период восстановления[29].

Во время отхода от общего наркоза или иного медикаментозного обездвиживания лошадям не следует давать воды и пищи, пока они полностью не восстановятся.

Транквилизаторы используют для контроля над нервной системой и предотвращения чрезмерного возбуждения. Животные впадают в состояние дремоты и меньше реагируют на происходящее вокруг; несмотря на это, сильная стимуляция, особенно боль, могут вызвать у них более яростное сопротивление, чем если бы это произошло без введения транквилизатора. Помимо успокоительного эффекта, транквилизаторы используют для расслабления и выпускания пениса, чтобы произвести гигиенические процедуры или медицинское обследование[30].

Для успокоения лошадей применяют также седативные средства. Они вызывают у животных состояние, подобное сну, но необязательно в положении лежа, и, как правило, снижают чувствительность к боли. Обычно седативные препараты начинают действовать быстрее транквилизаторов. Обе эти разновидности лекарств используют перед наркозом. Наркотические обезболивающие компоненты имеют тенденцию стимулировать двигательную активность[31] и редко применяются в тех случаях, когда необходимо, чтобы подвижность лошади была ограничена, и она сохраняла спокойствие.

Эффективность химических компонентов, используемых для обездвиживания лошадей, зависит от таких факторов, как дозировка, способ применения, физиологическое и психологическое состояние животных. Иногда для преодоления сопротивления, затрудняющего лечение, применяются крайние медицинские меры. Использование лекарственных препаратов без соответствующих знаний и соблюдения техники безопасности не рекомендуется.

[29] Gabel & Jones 1972
[30] Gabel 1972
[31] Combie и др. 1979

# Поведение, свидетельствующее о здоровье и благополучии лошади. Изменения в поведении. 25 Аномальное поведение

Поведение может оказаться ценным источником сведений, по которым можно судить о состоянии лошади. Когда лошадь здорова и не испытывает стресса, ее состояние и кондиция проявляются в том, как она себя ведет; в предыдущих главах мы подробно рассматривали эти аспекты поведения. Но когда с лошадью не все в порядке, вовсе не обязательно требуется осмотр ветеринара, чтобы определить первые симптомы. Проблемы лошадей часто затрагивают поведение вне зависимости от того, имеют ли они физическое, психологическое или физиологическое происхождение. Таким образом, поведенческие симптомы могут служить тревожным сигналом о том, что у лошади произошли какие-то изменения, требующие внимания ветеринара или иных специальных действий. Оценить изменения можно, сопоставив текущие действия с обычными повадками конкретной лошади либо с типичным поведением лошадей того же возраста и пола.

Изменения поведения включают необычное положение тела и выражение морды, пониженную способность лошади ориентироваться или передвигаться обычным способом, может наблюдаться ухудшенная острота восприятия, затрудненное социальное общение, иногда наблюдается агонистическое поведение (см. рис. 25.1). Изменения могут возникать периодически или быть постоянными. В приложении описаны всевозможные симптомы и проблемы, которые могут быть их причиной, например, дисфункция, травма, неправильное питание, аллергия, отравление, паразиты, инфекция, плохой уход и ненадлежащее содержание[1].

## Изменения положения тела и выражения морды

Изменение выражения морды и осанки могут свидетельствовать о различных заболеваниях не только головы и шеи, но и остальных частей тела. Аномальный угол постановки или нетипичные движения конечностей, хвоста, спины, шеи или головы должны насторожить владельца лошади. Специфич-

[1] Colahan и др. 1991



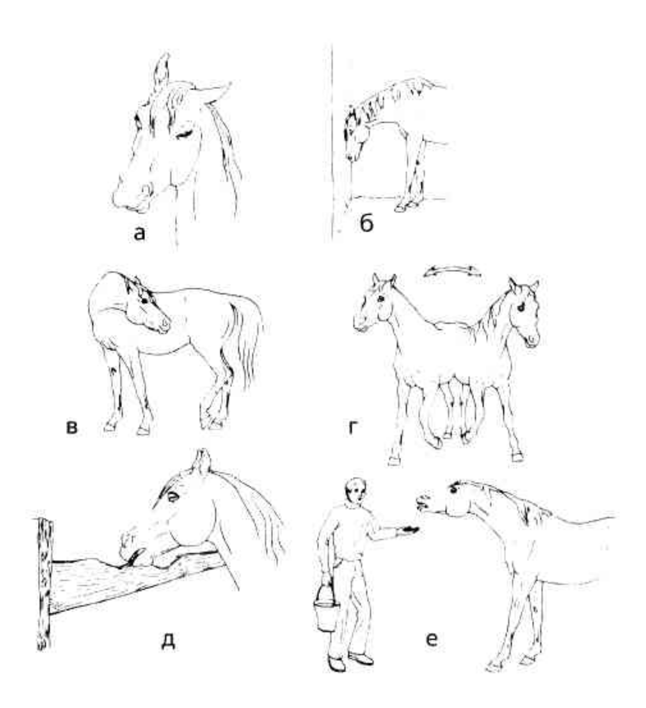



**Рис. 25.1.** Некоторые поведенческие симптомы: а) изменение выражения морды (поражение левого лицевого нерва), б) изменение осанки или ориентации (лошадь упирается головой в стену), в) признаки дискомфорта (смотрит на живот), г) стереотипные движения (медвежья качка), д) извращенный аппетит (поедание дерева), е) изменения в темпераменте или социальном поведении (аномальная агрессия).

ные движения ушей, глаз, век, губ, языка, нижней челюсти и ноздрей могут сигнализировать как о локальном раздражении, так и о нервном расстройстве, в том числе поражениях черепных нервов.

Некоторые выражения свидетельствуют о болезненных ощущениях[2]. Например, дискомфорт в ЖКТ сопровождается копанием, стонами, лошадь часто ложится и встает, кусает себя за живот или бьет по нему задней ногой, садится по-собачьи, выставив вперед передние конечности.

Некоторые заболевания сопровождаются характерным изменением положения тела и выражением морды, в то время как другие могут выражаться по-разному у разных лошадей. Например, при столбняке лошадь стоит жестко с расставленными ногами и приподнятыми головой и хвостом; энцефаломиелит сопровождается характерной осанкой, дремотой, зеванием, отвисанием нижней губы или подрагиванием глаз[3].

[2] Walser 1965, Fraser 1969
[3] Byrne 1972, Knight 1972, Siegmund 1973, Aiello 1998

## Изменения в восприятии и ориентации

Некоторые заболевания вызывают изменения восприятия и ориентации (см. приложение). Например, некоторые токсины, а также такие заболевания как периодическая офтальмия или энцефаломиелит ослабляют зрение и ухудшают ориентацию. Из-за ограничения зрения лошади труднее исследовать новые объекты, она может натолкнуться на какой-то предмет; лошадь спотыкается, ее шаг становится неровным или она высоко поднимает ноги, когда ее ведут в руках; она усиленно двигает ушами, пытаясь сориентироваться. Причиной шараханья и беспричинного испуга бывает именно ухудшение зрения. Поражение нервной системы может вызвать не только потерю зрения, но и потерю слуха, обоняния, рефлексов и локальную утрату чувствительности. Такие расстройства могут сопровождаться бесцельным кружением на месте. Их могут вызывать отравление, повреждение мозга и инфекция[4].

## Изменения в двигательной координации

Нарушения двигательной координации ассоциируются со многими проблемами. Аномальное движение (хромота, неровный шаг, зажатость и т.д.) может быть вызвано токсинами, инфекцией и рядом физиологических и анатомических проблем, связанных с конечностями[5]. Дрожь и клонический мускульный спазм (ритмичные сокращения) могут сопровождать отравление грибком паспалум (*Paspalum*), эпилепсию, бешенство и синдром нежизнеспособности новорожденных. Тонический спазм (постоянное напряжение) возникает при столбняке, менингеальных заболеваниях, мукоромикозе, эклампсии и некоторых видах отравления, в частности, стрихнином или свинцом[6].

Потеря координации, летаргия и слабость сопровождают тепловую прострацию, респираторные заболевания, цирроз печени, сильную гипогликемию. В некоторых случаях лошади отказываются двигаться, наступает паралич. Такие симптомы могут свидетельствовать о повреждениях как периферической, так и центральной нервной системы. Если у лошади колики, хромота, азотурия, или она проявляет агонистическое поведение по отношению к человеку, она может отказываться двигаться. При заболевании западнонильским энцефалитом вначале у лошадей появляется небольшая хромота, атаксия всех четырех конечностей, затем развивается гипертермия, и лошадь ложится[7].

Боль в плечах, пояснице или конечностях может вызывать хромоту. Хромоту часто можно определить по изменению движений головы и шеи. Лошадь начинает резко кивать головой. Если поражена передняя нога, шея и голова опускаются, когда лошадь наступает на здоровую ногу, и поднимаются при переносе веса на больную. При хромоте задних конечностей наблюдается противоположная картина. Голова поднимается, когда лошадь наступает на здоровую ногу, и опускается при соприкосновении с грунтом больной конечности.

[4] Siegmund 1973; Aiello 1998
[5] Rooney 1981
[6] Siegmund 1973
[7] Snook и др. 2001



## Изменения в повседневном поведении лошадей

Многие заболевания меняют привычную манеру лошади отдыхать, принимать пищу, дышать, заниматься грумингом, испражняться и т.д. Проблемы с зубами влияют на то, как она жует; заболевания глотки и пищевода затрудняют глотание и снижают ее интерес к пище и воде. Беспокойная окружающая обстановка, дискомфорт, минеральный дисбаланс, потребление загрязненного корма и воды также могут повлиять на то, как лошадь принимает пищу. Кашель и другие аномальные явления, сопровождающие дыхание, например расширение ноздрей, могут свидетельствовать об инфекции, отравлении, тепловом ударе, повреждениях или заболеваниях респираторной системы или пищевода. Синдром нежизнеспособности, сепсисы и бактериемии могут быть причиной отсутствия у новорожденных сосательного рефлекса[8].

Заболевания могут влиять на поведение и манеру лошади ухаживать за собой. Болезни кожи вызывают усиленное чесание, вплоть до появления открытых ран. Груминг становится продолжительнее, учащается или полностью прекращается. Если лошадь испытывает боль в ЖКТ, она начинает часто валяться. Паразиты в ушах бывают одной из причин усиленной тряски головой. Кроме того, подобное аномальное поведение вызывают глазные заболевания, болезни среднего уха, дисфункция краниальных нервов, микозы гортани, дентальные оститы и вазомоторный ринит[9].

Колики являются симптомом различных заболеваний: аллергической реакции, отравлений, разрыва мочевого пузыря, паховой грыжи, поражения глистами и прочих болезней ЖКТ. Кроме того, колики могут быть вызваны стрессом и иными психогенными факторами[10]. Камни в мочевой системе и циститы влияют на то, как лошадь мочится. Чрезмерное потоотделение может сопровождать некоторые болезненные состояния, такие как гастрит, сильная гипогликемия и аллергические реакции; однако при солевом дефиците и тепловом ударе потоотделение прекращается.

## Изменения социального поведения

Некоторые заболевания заметно влияют на социальное поведение лошади (см. приложение). Например, бешенство характеризуется усиливающей-

[8] Rossdale 1968b; Siegmund 1973; Aiello 1998
[9] Lane & Mair 1987; McGorum & Dixon 1990; Madigan и др. 1995; Newton и др. 2000
[10] Murray & Crowell-Davis 1985

ся агрессивностью. Нарушения сексуального поведения могут быть вызваны неправильным или скудным питанием, а также дисфункцией половых желез. Лошади, страдающие от токсикозов и острых инфекционных заболеваний, стремятся к уединению. Кроме того, такое поведение характерно для лошадей, отравившихся астрагалом, и жеребят с синдромом нежизнеспособности. Однако, кобылы перед выжеребкой часто покидают свою социальную группу и ищут временного уединения.

Лошади, которые в раннем возрасте были изолированы от соплеменников, могут избегать в дальнейшем общества себе подобных, особенно если они нашли альтернативного компаньона иного вида. Если родителем или компаньоном жеребенку в его раннем возрасте служил человек или другое животное, жеребенок будет испытывать социальное предпочтение к обществу того же вида, что и приемный родитель, а не к лошадям[11]. Соответственно, когда таких жеребят (которые получили измененное социальное развитие до отъема) выпускают на пастбище к сородичам, они держатся от них на расстоянии и ищут уединения, если их компаньон отсутствует. Период повышенной восприимчивости у жеребят начинается приблизительно через час после рождения[12]. Его точная продолжительность неизвестна, но он резко снижается после установления социальной связи с кем-либо, а также по мере развития страха перед незнакомыми предметами в первые часы жизни. Длительные социальные контакты в последующие дни усиливают эффект первичной социализации, укрепляя социальные предпочтения.

## Аномальное поведение

Иногда, казалось бы, здоровые лошади начинают проявлять необычное поведение, мешающее использованию, благополучию, или нарушающее эстетическую ценность животного. Некоторые проявления аномального поведения называют пороками. К ним относится извращенный аппетит (лошадь грызет несъедобные и несвойственные ей предметы), прикуска (см. рис. 25.2), медвежья качка, нанесение себе ран, шараханье, брыкание и подъем на дыбы[13]. Такое поведение не является беспричинным, оно свидетельствует о том, что лошадь страдает, например, из-за проблем с зубами, дефицита минеральных питательных веществ или витаминов, паразитов, подвергается плохому обращению или содержится неправильным образом. Если причины возникновения такого поведения не будут быстро устранены, порочное поведение может сохраниться и превратиться в привычку. Иногда его можно устранить на время с помощью специальных приспособлений (прикусочный ошейник). Однако если не

[11] Grzimek 1949a
[12] Waring 1970b
[13] Temple 1963, Ralston 1986, Houpt 1986, Beaver 1986, Boyd 1086, Brewer 1991



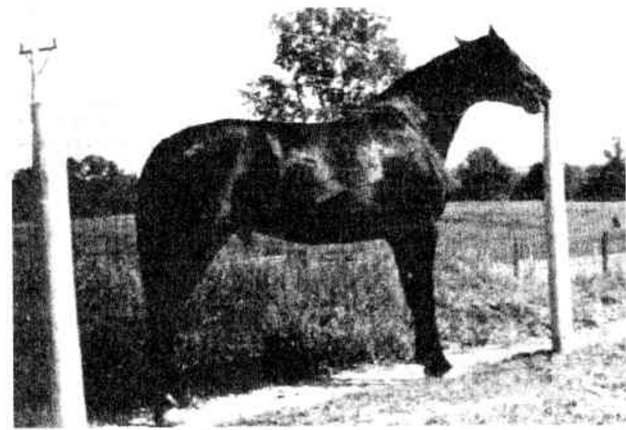


**Рис. 25.2.** Лошадь надавливает верхними резцами на столб ограды (прикуска). Как правило, последствием такого повторяющегося поведения становится неровный износ резцов.

обращать внимания на причину возникновения проблемы и бороться только с ее проявлениями, можно серьезно ухудшить положение.

Если лошадь забирают с пастбища или из ее привычного социального окружения, и она не может большую часть времени посвящать потреблению корма и тратить энергию на его поиски, у нее может развиться порочное поведение. Кормление исключительно концентратами усугубляет ситуацию, т.к. лошадь потребляет такой корм очень быстро и у нее остается много свободного времени.

Ограничение подвижности и отсутствие возможности избавиться от избытка энергии ведет к развитию таких порочных привычек, как копание, прикуска, медвежья качка, обгрызание стен денника, отбивание по стенам. Все эти действия лошадь совершает, чтобы развлечься и развеять скуку. Для предотвращения и устранения подобных симптомов нужно кормить лошадь грубыми кормами, разнообразить ее времяпровождение, обеспечить ей общение с соплеменниками и дать возможность двигаться. Можно посоветовать вернуть лошадь обратно на пастбище[14]. Чем больше животное проводит времени в замкнутом пространстве, тем ярче у него тенденция вести себя аномально[15].

Исследование аномального поведения дает интересные результаты. К примеру, выявлено, что лечение инъекциями антагониста опиоида уменьшает прикуску, в то время как кормление лошади подслащенным зерном, напротив, усиливает такое поведение[16]. Дальнейшие исследования показали, что рацион, состоящий из высококачественного сена с добавлением небольшого количества зерна, сни-

[14] Houpt 1981
[15] McGreevy и др. 1995a
[16] Dodman и др. 1987, 1988

жает как прикуску[17], так и самокалечение[18]. Вопреки распространенному мнению было доказано, что предметная прикуска не сопровождается аэрофагией[19].

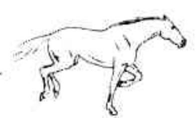
Исследование 27 лошадей, страдающих медвежьей качкой, показало, что в среднем лошади проводили за этим занятием 67 минут в день; количество движений варьировалось от 400 до 18000; лошади качались сеансами, частота которых зависела от внешних факторов[20]. Было обнаружено, что сеансы качки учащаются перед кормлением и перед тем, как лошадей выпускают на прогулку[21]; качка и кивание головой могут быть существенно снижены, если организовать в конюшне больше дверей и окон. Обгрызание деревянных стен денника происходит в основном ночью[22]. Регулярные тренировки уменьшают проявление этой привычки.

Зачастую проблемы в сексуальном поведении облегчаются или устраняются благодаря правильному питанию или надлежащему регулированию сексуальных контактов лошадей. При правильном кормлении у кобыл в анэструсе налаживается нормальный цикл. Жеребцы, слишком часто использующиеся в разведении, испытывающие дискомфорт или боль во время коитуса, могут стать импотентами, избегать сексуальных контактов или перестают достигать эякуляции. В некоторых случаях подавление эякуляции происходит только при определенных обстоятельствах, например, при использовании искусственной вагины, тогда как при спаривании с кобылой половой акт проходит нормально[23]. Аномальное сексуальное поведение может быть скорректировано устранением причин возникновения проблемы и с помощью специальных техник.

Если во время совокупления перед эякуляцией жеребца потревожить, он может начать сильно кусаться. Когда подобная ситуация повторяется несколько раз, жеребец начнет вести себя агрессивно в процессе каждого коитуса. Было отмечено, что жеребцы, которых выпустили на пастбище после проведенной на конюшне зимы, пытались крыть кобыл независимо от того, были они в эструсе или нет[24]. Выбрав кобылу, жеребец безжалостно начинал ее преследовать. Иногда они вели себя очень агрессивно, атаковали молодых кобыл и пытались покалечить жеребят. С развитием сезона размножения агрессивность жеребцов постепенно стала спадать, и их сексуальный интерес был направлен на кобыл в эструсе. Жеребцы, которые провели зиму на пастбище, не проявляли необычной агрессии или неразборчивого интереса ко всем кобылам.

[17] Gillham 1994.
[18] McClure и др. 1992; McDonnell 1993, Luescher 1993.
[19] McGreevy и др. 1995b.
[20] Sambraus & Radtke 1989.
[21] Cooper и др. 2000.
[22] Krzak и др. 1991.
[23] Bielanski 1960.
[24] Tyler 1969.

# Приложение



Разнообразные проявления поведения лошадей и возможные проблемы, о которых они сигнализируют

| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| ***Выражение и положение тела*** | | | | |
| *Голова:* | | | | |
| Уши не двигаются | Поражение лицевого нерва | — | — | — |
| Уши опущены | Ухудшение слуха | — | Африканская чума лошадей | Лекарство (успокоительное) |
| Уши не гнутся | — | — | Столбняк | Лекарство (стимулирующее) |
| Быстрые движения ушами на шагу | Ухудшение зрения | — | — | — |
| Колебания глаз/нистагм | Поражение вестибулярного аппарата | — | Энцефаломиелит | — |
| Расхождение глаз/а Косоглазие | Поражение глазодвигательного нерва | — | — | — |
| Взгляд в пространство/Ступор | Дискомфорт, церебральный отек | Отравление крестовником (Senecio) | — | Реакция на лекарство |
| Лошадь поглядывает на бока | Проблемы в брюшной полости | — | — | — |
| Закрытие мигательной мембраны | — | — | Столбняк | — |
| Одностороннее закрытие век | — | — | Периодическая офтальмия (увеит) | — |
| Лицевой паралич | Поражение лицевого нерва | — | Инфицирование гортанной полости | — |
| Гримасничание | — | Отравление васильком солнечным (*Centaurea solstitialis*), горчаком (*Centaurea picris*) | — | — |
| Отклонение (искривление) носа | Поражение лицевого нерва | — | — | — |
| Отпадает нижняя губа | — | — | Энцефаломиелит | — |
| Повышенный тонус (гипертония) верхней губы, **пониженный тонус (гипотония) нижней губы** | Заболевания базального ядра (мозга) | — | — | — |
| **Заворачивается верхняя губа** | — | **Аллергическая реакция** | — | — |

***продолжение на следующей странице***



| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| Трясутся язык и губы | Заболевания базального ядра (мозга) | — | — | — |
| Свисающий язык | Стоматит; Паралич языка | — | — | — |
| Непроизвольное жевание, высовывание языка | — | Отравление васильком солнечным (*Centaurea solstitialis*) | — | — |
| Чавканье челюстями | Синдром нежизнеспособности новорожденных | — | — | — |
| Скрежет зубами | Проблемы с пищеводом | Отравление болиголовом | — | — |
| Затрудненное жевание | Повреждение тройничного нерва | — | — | — |
| Рот остается открытым | Повреждение тройничного нерва | — | — | — |
| Лошадь роняет пищу изо рта | Дисфункция лицевого нерва | Отравление васильком солнечным (*Centaurea solstitialis*) | — | — |
| Лошадь погружает морду в воду, но не пьет | Эклампсия | Отравление шпанской мушкой (кантаридин) | — | — |
| Сонливость, зевание | — | Отравление васильком солнечным (*Centaurea solstitialis*), крестовником (*Senecio*) | Энцефаломиелит | — |
| Наклоненная голова | Поражение вестибулярного аппарата | — | Инфекционное заболевание гортанной полости | — |
| Лошадь давит головой, толкает | Цирроз печени, вирусный гепатит В, повреждение коры головного мозга | Отравление (свинец, астрагал, крестовник, заплесневевшая кукуруза) | — | — |
| Трясет головой | Тригеминальная невралгия (тройничный нерв) | — | Проблемы с ушами (в т.ч. летающие насекомые, аргасовый клещ) | — |
| Резкие рывки головой вверх и вниз | Синдром нежизнеспособности новорожденных | — | — | — |

*продолжение на следующей странице*

| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| *Шея:* | | | | |
| Выгибает шею и испытывает позыв к рвоте (давится) | Обструкция пищевода, Спазм пищевода, гастрит | — | — | — |
| Опускает шею и вытягивает голову | Эзофагит (воспаление слизистой оболочки пищевода) | — | Африканская чума лошадей, мыт | — |
| Скрученная шея | Поражение вестибулярной системы | Дистрофическая мускульная дегенерация | — | — |
| Шея не гнется | Внутричерепной менингит | — | Мыт, туберкулез | — |
| Аномальные кивки на шагу | Односторонняя хромота на переда или зада | — | — | — |
| *Конечности:* | | | | |
| Резкая постановка, топанье | — | — | Дерматит, вызываемый *Chorioptes equi* | — |
| Копание | Расстройство, стресс | — | Летающие насекомые | — |
| Загребающие движения при хромоте | Артрит плечевого сустава, коксит, воспаление коленного сустава, атрофия плечевого мускула | — | — | — |
| Чрезмерный угол скакательного сустава | Разрыв икроножной мышцы или ахиллесова сухожилия | — | — | — |
| Бьет себя ногой по животу | Боль в брюшной полости | — | Летающие насекомые | — |
| Неравномерное приподнимание крупа на движении | Односторонняя хромота на задние конечности | — | — | — |
| *Тело (различные части):* | | | | |
| Аномальное искривление спины | Анкилозное повреждение позвоночного столба | — | — | — |
| Хвост зажат и вытянут | — | — | Столбняк | — |

*продолжение на следующей странице*



| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| Высокий постав хвоста | — | Лактационная тетания (судорога) | — | — |
| Пенис не убирается | Повреждение лонного нерва | — | — | — |
| Дрожь | — | Отравление хлорированным углеводородом | — | — |
| Валяние | Дискомфорт в брюшной области | — | Бешенство | — |
| Подъем на дыбы | — | Аллергическая реакция | — | — |
| Поиск укрытия | — | — | Летающие насекомые | — |
| Безостановочное движение | Дискомфорт (например, от закупорки) | Отравление шпанской мушкой (*Meloidae*), аллергическая реакция | — | Реакция на трансфузию, тепловой удар |
| Стон | Дискомфорт | — | — | — |
| Частое укладывание и подъем в стоячее положение | Расстройство, стресс | Отравление шпанской мушкой (*Meloidae*) | — | — |
| Нервозность | Опухоль мозгового вещества надпочечника | Отравление (в том числе папоротником-орляком и астрагалом) | — | Слишком ранний опыт, плохое обращение |
| Чрезмерная возбудимость | — | Отравление (например, солью, пентахлорфенолом, фторацетатом натрия, органическими фосфатами) | Бешенство | Реакция на лекарства |
| Непрерывная ходьба | Сывороточный гепатит | — | — | — |
| Отказ ложиться | Перитонит, геморрагическая пурпура | — | — | — |
| Аномальная поза при отдыхе | Дискомфорт конечностей, хромота | Флюороз, ламинит, отравление папоротником-орляком | Энцефаломиелит | — |
| Крайняя вялость | Дисфункция печени | — | Туляремия | — |
| Застывшая поза | Миотония, перитонит, менингит | — | — | — |

*продолжение на следующей странице*

| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| Застывшая поза с вытянутой головой, поза «кóзлы» | Расстройство, стресс | — | Столбняк | — |
| Стоит с выдвинутыми вперед передними конечностями | — | Ламинит грудных конечностей | — | — |
| Стоит с выдвинутыми вперед тазовыми конечностями | — | Ламинит тазовых конечностей | — | — |
| Поза с выставленной вперед конечностью | Навикулярный синдром | — | — | — |
| Поза сидячей собаки | Боль в брюшной полости | — | — | — |
| ***Изменения восприятия:*** | | | | |
| Малоподвижные уши | Глухота | — | — | — |
| Не реагирует на звуки | Дисфункция слухового нерва, поражение тройничного нерва | — | — | — |
| Повышенная чувствительность к низкочастотным звукам | Паралич лицевого нерва, ухудшение зрения | — | — | Передозировка новокаинамида |
| Внезапный шум вызывает тонический спазм | — | Отравление стрихнином | Столбняк | — |
| Ухудшение зрения | Электрический шок (удар молнии), сывороточный гепатит, опухоль гипофиза, поражение стволовой части мозга, поражение коры головного мозга, поражение зрительного нерва, поражение верхних бугорков, прорыв мочевого пузыря | Отравление (свинцом, селеном, солью, заплесневелой кукурузой, *Hypericum*), укус змеи, аспергиллез, дефицит рибофлавина | Энцефаломиелит, периодическая офтальмия | — |
| Повышенная чувствительность к свету | — | Дефицит рибофлавина | Периодическая офтальмия, лошадиный вирусный артериит | — |

*продолжение на следующей странице*



| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| Повышенная кожная чувствительность | Остаточный эффект от светового шока | Отравление стрихнином | — | — |
| Потеря роговичного рефлекса | Паралич глазничного нерва | — | — | — |
| Потеря лицевой или оральной чувствительности | Поражение тройничного нерва | — | — | — |
| Утрата способности находить корм по запаху | Поражение обонятельного нерва | — | — | — |
| ***Изменения в ориентации:*** | | | | |
| Бесцельное блуждание | Сывороточный гепатит, синдром нежизнеспособности новорожденных | Отравление (астрагалом, заплесневелой кукурузой, крестовником, кроталярией) | Актинобациллез-рожденных | — |
| Кружение | Цирроз печени, поражение коры головного мозга (затылочной доли), поражение ствола головного мозга, расстройство вестибулярной системы, поражение верхних бугорков | Поражение (свинцом, заплесневелой кукурузой) | Энцефаломиелит, кокцидиоидомикоз | Передозировка новокаинамида |
| Потеря равновесия, головокружение | Электрический шок (удар молнии) | — | Жеребячий сепсис | — |
| ***Изменения в координации:*** | | | | |
| Отказ кормиться с земли | — | — | Столбняк | — |

*продолжение на следующей странице*

| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| Хромота | Боль или анатомические аномалии конечностей, копыт, плеч или таза | Ламинит, пищевой гиперпаратиреодный криз, отравление спорыньей или донником белым, флюороз, хроническое отравление селеном, донником белым | Лимфангиит, паразитарный тромбоз, мелиодоз, кокцидиоидомикоз, болезнь Лайма | Неправильный уход за копытами, травмы конечностей во время ухода или тренировок |
| Хромота, главным образом после работы | Трещины, разрыв мягких тканей или перелом запястной или пястной кости | — | — | — |
| Хромота после отдыха | Костный шпат | — | — | — |
| Неровный ход | Гипертрофическая легочная остеопатия, вторичный остеофитоз | — | Энцефаломиелит | — |
| Короткие сбивчивые движения | Поражение путовых суставов (увеличенные суставы) | — | — | — |
| На движении лошадь высоко поднимает ноги | Ухудшение зрения | Отравление люпином | — | — |
| Высоко задирает задние конечности, делая первые шаги | Нервный шпат, фиксация коленной чашечки наверх | — | — | — |
| Ударяет копытами по земле на рыси | Костный шпат | — | — | — |
| Укороченные движения | Букшина | — | — | — |
| На шагу после контакта с грунтом задние конечности оттягиваются назад | Фиброзная и оссифицированная миопатия | — | — | — |
| Продолжительные бегущие движения передними конечностями в лежачем положении | — | — | Энцефаломиелит | — |
| Волочит зацеп | Костный шпат | — | Спинномозговой нематодоз | — |
| Волочит копыта | Вывих коленной чашечки | Отравление крестовником | — | — |

*продолжение на следующей странице*



| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| Спотыкание | Ухудшение зрения, Боль в пятках | Отравление (в том числе соединениями брома) | — | Тепловой удар |
| Заваливание | Поражение вестибулярной системы, эпилепсия | Отравление молочаем | — | — |
| Пошатывание | Нарушение координации у лошадей | Аллергическая реакция, колер, отравление (зигаденусом ядовитым [*Zygadenus venenosus*], токсикодендроном злакоподобным [*Toxicodendron gramineum*], астрагалом, заплесневелой кукурузой) | Сибирская язва, спинномозговой нематодоз, африканская чума лошадей, бабезиоз | — |
| Оседание вызывает дрожь задних конечностей | Синдром дрожания | — | — | — |
| Зажатость | Геморрагическая пурпура, азотурия, рабдомиолиз, миоглобинурия | Заболевание белой мускулатуры, колер, дефицит витамина D, отравление (свинцом, селеном, донником белым, фтором), лактационная тетания | Токсикоинфекционный ботулизм, лошадиный грипп, столбняк | — |
| Отказывается двигаться | Миотония, азотурия, прободение желудка, геморрагическая пурпура, плеврит, поражение ствола головного мозга | Ламинит | Энцефаломиелит, столбняк, лошадиный эрлихиоз | Агонистическая реакции на действия человека |
| Паралич | Повреждение спинного мозга, поражение костного мозга | Отравление (ботулизм, болиголов) | — | — |

*продолжение на следующей странице*

| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| Паралич задней части тела | Поражение запирательного нерва, поражение люмбарного отдела спинного мозга | — | Трипаносомоз | — |
| Паралич передней части тела | Повреждение лучевого нерва, поражение нижнего цервикального отдела спинного мозга | — | — | — |
| Прострация/шок | Серьезная травма, сердечная недостаточность, повреждение внутренних органов | Анафилаксия, интоксикация, укус змеи, отравление свинцом | Разрыв гиподермы личинками гельминтов | — |
| Дистония | Поражение базального ядра мозга | — | — | — |
| Опистотонус | Поражения оболочек головного мозга (менингит) | — | — | — |
| Хвост не двигается | Синдром конского хвоста | — | — | — |
| Тремор/мускульный спазм | Прободение желудка, сывороточный гепатит, сильная гипогликемия, эпилепсия (припадок) | Отравление (заплесневелой кукурузой, молочаем, грибком *paspalum*) | Бешенство, токсикоинфекционный ботулизм | — |
| Тонические судороги/конвульсии | Эклампсия | Отравление (например, свинцом, гиталеном, ядовитыми водорослями, стрихнином) | Столбняк, мукоромикоз | — |
| Клонические спазмы | Синдром нежизнеспособности жеребят | — | — | — |
| Резкие движения | Заболевания мозжечка (дисметрия) | — | — | — |
| Потеря координации | Перелом основания черепа, эклампсия, цирроз печени, сильная гипогликемия, миелит | Дефицит витаминов (А, тиамина), отравление (солью, папоротником-орляком, крестовником, грибком *paspallum*, клещевиной обыкновенной, заплесневелой кукурузой, молочаем) | Токсоплазмоз, энцефаломиелит, лошадиный эрлихиоз, жеребячий сепсис | — |

*продолжение на следующей странице*



| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| Вялость/слабость | Гемолитическая болезнь новорожденных, жеребячий понос, поражение коры головного мозга | Недостаток питательных веществ, укус змеи, отравление (свинцом, селеном, фторацетатом натрия, неорганическим мышьяком) | Респираторные заболевания, сибирская язва, токсикоинфекционный ботулизм, туляремия, жеребячий сепсис и бактериемия (пупка), кокцидиодомикоз, заражение большими стронгилидами | Тепловой удар |
| Перенос веса тела в стоячем положении на передние конечности | | Латиризм (отравление плодами чины) | — | — |
| ***Изменения в повседневном поведении:*** | | | | |
| Потеря аппетита | Гемолитическая болезнь новорожденных, глоточный паралич | Недостаток питательных веществ (протеинов, минералов, витаминов), крапивница, отравление (папоротником-орляком, крестовником, астрагалом) | Воспаление лимфатических узлов, заболевания дыхательной системы, сибирская язва, злокачественный отек, лептоспироз, мыт, бластомикоз | — |
| Неутолимый аппетит | Опухоль гипофиза (промежуточного уровня) | — | — | — |
| Медленный, затрудненный прием пищи | Фарингит, лампас | — | — | — |
| Плохое пережевывание | Зубные аномалии | Флюороз | — | — |
| Нерегулярное движение челюстей при жевании | Проблемы с зубами | — | — | — |
| Наклон головы во время жевания | Проблемы с зубами | — | — | — |
| Пища вываливается изо рта | Проблемы с зубами | — | — | — |

*продолжение на следующей странице*

| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| Отказывается есть твердый корм | Проблемы с зубами | — | — | — |
| Затрудненное глотание | Паралич или физическое повреждение рта или глотки | Заболевание белой мускулатуры, отравление (заплесневелой кукурузой, таллием, васильком солнечным (*Centaurea solstitialis*)) | Энцефаломиелит, листериоз, токсико-инфекционный ботулизм | — |
| Стоит с открытым ртом | Стоматит | — | — | — |
| Обильное слюноотделение | Инородное тело во рту, паралич глотки, затрудненное глотание | Аллергическая реакция, отравление (цианидами, ядовитыми водорослями, пентахлорфенолом, органофосфатами) | Бешенство, везикулярный стоматит | Морская болезнь |
| Отказ от воды | Фарингит | — | Мыт | — |
| Утрата сосательного рефлекса | Синдром нежизнеспособности новорожденных | — | Жеребячий сепсис и бактериемия | — |
| Чрезмерное потребление воды | Несахарный диабет, опухоль гипофиза | — | Везикулярный стоматит | Скука, отсутствие возможности выбросить избыток энергии |
| Жажда | Энтериты, опухоль гипофиза | — | Бабезиоз | — |
| Кашель | Запал, обструкция пищевода, гипертрофическая легочная остеопатия | Хронический бронхит, запал, отравление жабником (*Ficaria ranunculoides*) | Респираторные заболевания, аденовирусная инфекция, жеребячье воспаление легких, африканская чума лошадей, бордетеллоз, бронхит, бластомикоз, туляремия, инфекция, вызываемая Corynebacterium equi, кокцидиоидомикоз | — |

*продолжение на следующей странице*



| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| Затрудненное, нарушенное дыхание | Запал, фарингит, паралич ноздрей, синдром нежизнеспособности новорожденных | Аллергическая реакция (на корм, подстилку, пыльцу), укус змеи, отравление (свинцом, болиголовом пятнистым [*Conium maculatum*], цианидами, нитритами, динитросоединениями, органофосфатами) | Лошадиный грипп, сибирская язва, кокцидиоидомикоз, мукоромикоз | Тепловой удар, поражение дыхательной системы во время лечения |
| Учащенное дыхание | Сильная гипогликемия, гемолитическая болезнь новорожденных, эклампсия | Аллергическая реакция, отравление шпанской мушкой | Лимфангитит, инфекция, вызываемая Corynebacterium equi | Тепловой удар, реакция на лекарства (стимуляторы) |
| Учащенные вдохи с расширенными ноздрями | Запал | — | — | — |
| Слышимый вдох | Поражение лицевого нерва, ларингеальная гемиплегия | — | — | — |
| Потоотделение | Гастрит, прободение толстой кишки, эклампсия, азотурия | Ламинит, отравление шпанской мушкой | — | — |
| Обильное потоотделение | Крайняя степень дискомфорта, сильная гипогликемия | Аллергическая реакция, отравление клещевиной обыкновенной (*Ricinus communis*) | Африканская чума лошадей | — |
| Отсутствие потоотделения | Ангидроз | Солевой дефицит | — | Тепловой удар, судороги при перенапряжении мышц (в условиях перегрева) |

*продолжение на следующей странице*

| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| Частое мочеиспускание или попытки помочиться | Цистит, камни в мочеиспускательном канале | Аллергическая реакция, отравление (дубильной кислотой, шпанской мушкой) | Токсикоинфекционный ботулизм | — |
| Медленное и болезненное мочеиспускание | Камни в мочевом пузыре | — | — | — |
| Колики | Запор, мошоночная грыжа, разрыв мочевого пузыря, гастрит, заворот кишок, непроходимость толстой кишки, кишечный конкремент, перитонит, опухоли внутренних органов, натяжение семенного канатика | Аллергическая реакция, отравление (клещевиной обыкновенной, хлорированным углеводородом, фторацетатом, куколем посевным (*Agrostemma githago*)) | Кокцидиоидомикоз, глисты (стронгилиды), сибирская язва | — |
| Слабость | — | Отравление астрагалом | ИНАН, ботулизм | — |
| Чешется о различные предметы | — | Аллергический дерматит от укусов насекомых | Вши, клещи | — |
| ***Аномалии в социальном поведении:*** | | | | |
| Тяга к уединению | Приближение родов | Отравление астрагалом | — | Нарушение раннего социального развития |
| Разрыв связи между жеребенком и матерью | Синдром нежизнеспособности новорожденных | — | — | — |
| Тяга к социальному контакту **исключительно с людьми** | — | — | — | Социальный импринтинг на **человека** |
| [illegible] | Опухоль гипофиза | — | — | — |



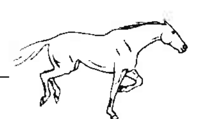
| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| Изменение характера или темперамента (например, повышенная возбудимость или пассивность) | Дисфункция печени | — | — | — |
| Раздражительность | Гипогликемия, крипторхизм | Дефицит витамина D | Листериоз, бешенство | Лекарственная передозировка |
| Агрессивность | — | — | Бешенство, вши | Скука, плохое обращение, сексуальная неудовлетворенность |
| Злобность, повышенная сексуальность (viciousness) | Патологическая нимфомания | — | Бешенство | — |
| Повышенное либидо | Крипторхизм | — | — | Сексуальная изоляция |
| Продолжительный эструс | Раздражение клитора инородным телом, киста яичника, нейроэндокринное расстройство | — | — | — |
| Продолжительный анэструс | Ложная беременность, дисфункция яичников, инфантилизм | Недоедание, ожирение | — | Плохое питание |
| Импотенция | — | Недоедание | — | Негативный опыт в ходе предыдущих случек, частая эякуляция |
| ***Проблемное поведение (пороки):*** | | | | |
| Отказ работать | Дисфункция печени | — | — | Тепловой удар |
| Трудности при надевании узденки | Проблемы с зубами | — | Аргасовый клещ | — |

*продолжение на следующей странице*

| Симптом | Дисфункция или травма | Питание, аллергия, отравление | Паразиты и инфекция | Уход и содержание |
|---|---|---|---|---|
| Кружение по деннику | — | — | — | Нервозность, избыток энергии |
| Медвежья качка | — | — | — | Передозировка новокаинамида; нервозность, избыток энергии |
| Прикуска | Проблемы с зубами | — | — | Скука, отсутствие социального общения |
| Извращенный аппетит (поедание дерева, земли) | — | Дефицит питательных веществ | Заражение паразитами | Скука |
| Обгрызает забор | Проблемы с зубами | Потребность в грубом корме | — | Скука, нерастраченная энергия |
| Копрофагия | — | Потребность в грубом корме | — | — |
| Копание | — | — | — | Нервозность, нерастраченная энергия |
| Мастурбация | — | — | — | Избыток сексуальной энергии |
| Злоба, агрессия | Гормональный дисбаланс (например, опухоль яичников) | — | — | Плохое обращение, страх, беспокойство |
| Отбивание, брыкание, растаскивание, подъем на дыбы | — | — | — | Агонистическая реакция на плохое обращение |
| Артачится | Плохое зрение | — | — | Агонистическая реакция на плохое обращение |
| Шарахание | Плохое зрение | — | — | Страх, агонистическая реакция на плохое обращение |

* Таблица составлена на основании данных Blood & Hendersen 1963; Catcott & Smithcors 1972; Siegmund 1973; Marinier 1980; Colahan и др. 1991; Aiello 1998; Mar и др. 1998.

# Библиография




Adams, O.R. 1966. *Lameness in horses.* 2nd edition. Lee and Febiger, Philadelphia. 563p

Aiello, S.E., ed. 1998. *The Merck veterinary manual.* 8th edition. Merck, Whitehouse Station, New Jersey. 2305p.

Albiston, G. and P.F. Brain. 1986. Adaptation to unusual circumstances in feral ponies. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 15:87-88.

Allen, W.R. and P.D. Rossdale. 1973. Preliminary studies upon the use of prostaglandins for inducing and synchronizing oestrus in Thoroughbred mares. *Equine Vet. J.* 5:137-140.

Altmann, M. 1951. The study of behavior in a horse-mule group. *Sociometry* 14:351-366.

Andersen, S.R. and O. Munk, eds. 1971. An extract of Detmar Wilhelm Soemmerring's thesis: A comment on the horizontal sections of eyes in man and animals. *Acta Ophthalmologica, Suppl.* 110.

Anderson, M.K., T.H. Friend, J.W. Evans, and D.M. Bushong. 1999. Behavioral assessment of horses in therapeutic riding programs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 63:11-24.

Anthony, D.W. and D.R. Brown. 1991. The origins of horseback riding. *Antiquity* 65:22-38.

Anthony, D., D.Y. Telegin, and D. Brown. 1991. The origin of horseback riding. *Sci. Amer.* 265:94-100.

Araba, B.D. and S.L. Crowell-Davis. 1994. Dominance relationships and aggression of foals (*Equus caballus*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* 41:1-25.

Archer, M. 1971. Preliminary studies on the palatability of grasses, legumes and herbs of horses. *Vet. Rec.* 89:236-240.

Archer, M. 1973. The species preferences of grazing horses. *J. Brit. GrasslandSoc.* 28:123-128.

Archer, M. 1978a. Studies on producing and maintaining balanced pastures for studs. *Equine Vet. J.* 10:54-59.

Archer, M. 1978b. Further studies on palatability of grasses to horses. *J. Brit. Grassland Soc.* 33:239-243.

Arnold, G.W. 1984a. Spatial relationships between sheep, cattle and horse groups grazing together. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 13:7-17.

Arnold, G.W. 1984b. Comparison of the time budgets and circadian patterns of maintenance activities in sheep, cattle and horse grouped together. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 13:19-30.

Arnold, G.W. and A. Grassia. 1982. Ethogram of agonistic behaviour for Thoroughbred horses. *Appl. Anim. Ethol.* 8:5-25.

Aronson, L. 1998. Animal behavior case of the month: Aggression by a gelding toward other horses. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 213:358-359.

Arthur, G.H. 1970. The induction of oestrus in mares by uterine infusion of saline. *Vet. Rec.* 86:584-586.
Arthur, G.H. 1975. Influence of intrauterine saline infusion upon the oestrous cycle of the mare. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23:231-234.
Asa, C.S. 1980. Sociosexual behavior in the domestic pony. Pages 59-70 in R.H. Denniston, ed. *Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids*, 6-8 September 1979. University of Wyoming, Laramie.
Asa, C.S. 1986. Sexual behavior of mares. *Vet. Clin. No. Amer.: Equine Pract.* 2:519-534.
Asa, C.S. 1999. Male reproductive success in free-ranging feral horses. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47:89-93.
Asa, C.S., D.A. Goldfoot, and O.J. Ginther. 1979. Sociosexual behavior and the ovulatory cycle of ponies *(Equus caballus)* observed in harem groups. *Horm. Behav.* 13:49-65.
Asa, C.S., D.A. Goldfoot, and O.J. Ginther. 1983. Assessment of the sexual behavior of pregnant mares. *Horm. Behav.* 17:405-113.
Asa, C.S., D.S. Goldfoot, M.C. Garcia, and O.J. Ginther. 1980. Sexual behavior in ovariectomized and seasonally anovulatory pony mares *(Equus caballus). Horm. Behav.* 14:46-54.
Azzie, M.A.J. 1975. Some clinical observations on the effect of an implant of oestradiol benzoate in brood mares. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23:303-306.
Back, W. 2001. The role of the hoof and shoeing. Pages 135-166 in W. Back and H. M. Clayton, eds. *Equine locomotion,*W.B. Saunders, New York.
Back, W. and H.M. Clayton, eds. 2001. *Equine locomotion,W.B.* Saunders, New York. 384p.
Baer, K.L., C.A. McCall, T.H. Friend, and G.D. Porter. 1979. Comparison of methods used in determining social dominance. *J. Anim. Sci. 49(Suppl.* 1):145.
Baer, K.L., G.D. Potter, T.H. Friend, and B.V. Beaver. 1983. Observation effects on learning in horses. *Appl. Anim. Ethol.* 11:123-129.
Baker, A., E. Miller and B.H. Crawford. 1986. Observational learning in horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 15:7-13.
Bannikov, A.G. 1961. Special natural conditions of the biotope of the Przewalski wild horse and some biological features of this species. [In Russian] *Equus* 1:13-21.
Barber, J.A. and S.L. Crowell-Davis. 1994. Maternal behavior of Belgian *(Equus caballus)* mares. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 41:161-189.
Baskin, L.M. 1976. *The behavior of hoofed animals.* [In Russian] Science, Moscow. 296 p.
Baucus, K.L., S.L. Ralston, C.F. Nockels, A.O. McKinnon, and E.L. Squires. 1990a. Effects of transportation on early embryonic death in mares. *J. Anim. Sci.* 68:345-351.
Baucus, K.L., E.L. Squires, S.L. Ralston, A.O. McKinnon, and T.M. Nett. 1990b. Effect of transportation on the estrous cycle and concentrations of hormones in mares. *J. Anim. Sci.* 68:419-426.
Beaver, B.V. 1986. Aggressive behavior problems. *Vet. Clin. No. Amer.: Equine Pract.* 2:635-644.
Beaver, B.V. and M.S. Amoss, Jr. 1982. Aggressive behavior associated with naturally elevated serum testosterone in mares. *Appl. Anim. Ethol.* 8:425-428.
Belonje, P.C. and C.H. Van Niekerk. 1975. A review of the influence of nutrition upon the oestrous cycle and early pregnancy in the mare. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23:167-169.
Benirschke, K. and N. Malouf. 1967. Chromosome studies of Equidae. *Equus* 1:253-284.
Bennett, D.K. 1980. Stripes do not a zebra make. Part I: A cladistic analysis of *Equus. Syst. Zool.* 29:272-287.



Berger, A., K.-M. Scheibe, K. Eichhorn, A. Scheibe, and J. Streich. 1999. Diurnal and ultradian rhythms of behaviour in a mare group of Przewalski horse *(Equus ferus przewalskii),* measured through one year under semi-reserve conditions. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 64:1-17.
Berger, J. 1975. Behavioral ecology of feral horses *(Equus caballus)* in the Grand Canyon. Thesis, California State University, Northridge. 82 p.
Berger, J. 1977. Organizational systems and dominance in feral horses in the Grand Canyon. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2:131-146.
Berger, J. 1983a. Induced abortion and social factors in wild horses. *Nature* 303:59-61.
Berger, J. 1983b. Ecology and catastrophic mortality in wild horses: Implication for interpreting fossil assemblages. *Science* 220:1403-1404.
Berger, J. 1986. *Wild horses of the Great Basin: Social competition and population size.* Univ. Chicago Press, Chicago. 326p.
Berger, J. and C. Cunningham. 1987. Influence of familiarity on inbreeding in wild horses. *Evolution* 41:229-231.
Berger, J. and R. Rudman. 1985. Predation and interactions between coyotes and feral horse foals. *J. Mammal.* 66:401-402.
Bielanski, W. 1960. *Reproduction in horses. I. Stallions.* Publ. No. 116. Institute of Zootechniques and Agricultural College, Krakow, Poland.
Bielanski, W. and S. Wierzbowski. 1962. "Depletion test" in stallions. *Proc. 4th Int. Congr. Anim. Reprod.* 279-282.
Blakeslee, J.K. 1974. Mother-young relationships and related behavior among free-ranging Appaloosa horses. Thesis, Idaho State University, Pocatello. 113p.
Blood, D.C. and J.A. Henderson. 1963. *Veterinary medicine.* 2nd edition. Williams and Wilkins, Baltimore, 1224p.
Bouman, I. and J. Bouman. 1994. The history of Przewalski's horse. Pages 5-38 in L. Boyd and K.A. Houpt, eds, *Przewalski's horse.* State University of New York Press, Albany.
Bouman, I., J. Bouman, and L. Boyd. 1994. Reintroduction. Pages 255-263 in L. Boyd and K.A. Houpt, eds, *Przewalski's horse.* State University of New York Press, Albany.
Bowling, A.T. and A. Ruvinsky, eds. 2000. *The genetics of the horse.* CAB International, New York. 527p.
Bowling, A.T. and R.W. Touchberry. 1990. Parentage of Great Basin feral horses. *J. Wildl. Mgmt.* 54:424-429.
Boy, V. and P. Duncan. 1979. Time-budgets of Camargue horses: I. Developmental changes in the time-budgets of foals. *Behaviour* 71:187-202.
Boyd, L.E. 1979. The mare-foal demography of feral horses in Wyoming's Red Desert. Pages 185-204 in R.H. Denniston, ed. *Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids,* 6-8 September 1979. University of Wyoming, Laramie.
Boyd, L.E. 1980. The natality, foal survivorship and mare-foal behavior of feral horses in Wyoming's Red Desert. Thesis, University of Wyoming, Laramie. 137p.
Boyd, L.E. 1986. Behavior problems of equids in zoos. *Vet. Clin. No. Amer.: Equine Pract.* 2:653-664.
Boyd, L.E. 1991. The behavior of Przewalski's horses and its importance to their management. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 29:301-318.
Breazile, J.E., B.C. Swafford, and D.R. Biles. 1966. Motor cortex of the horse. *Amer. J. Vet. Res.* 27:1605-1609.
Brentjes, B. 1969. Equidenbastardierung im alten Orient. *Saugetierk. Mitt.* 17:141-151.

Brentjes, B. 1972. Das Pferd im alten Orient. *Saugetierk. Mitt.* 20:325-353.

Brewer, B.D. 1991. Behavioral abnormalities. Pages 5-7 in P.T. Colahan, I.G. Mayhew, A.M. Merritt, and J.N. Moore, eds. *Equine medicine and surgery.* 4th edition. American Veterinary Publications, Goleta, California.

Brownlow, M.A. and D.R. Hutchins. 1991. Anesthesia and chemical restraint. Pages 81-114 in P.T. Colahan, I.G. Mayhew, A.M. Merritt, and J.N. Moore, eds. *Equine medicine and surgery.* 4th edition. American Veterinary Publications, Goleta, California.

Burkhardt, J. 1947. Transition from anoestrus in the mare and effects of artificial lighting. *J. Agr. Sci.* 37:64-68.

Byers, S.W., K.F. Dowsett, and T.D. Glover. 1983. Seasonal and circadian changes of testosterone levels in the peripheral blood plasma of stallions and their relation to semen quality. *J. Endocrin.* 99:141-150.

Byrne, R.J. 1972. Neurotropic viral diseases. Pages 46-57 in E.J. Catcott, and J.F. Smithcors, eds. *Equine medicine and surgery.* 2nd edition. American Veterinary Publications, Wheaton, Illinois.

Caanitz, H., L. O'Leary, K. Houpt, K. Petersson, and H. Hintz. 1991. Effects of exercise on equine behavior. *Appl. Anim. Behav.* Sci. 31:1-12.

Cameron, E.Z. and W.L. Linklater. 2000. Individual mares bias investment in sons and daughters in relation to their condition. *Anim. Behav.* 60:359-367.

Cameron, E.Z., W.L. Linklater, K.J. Stafford, and E.O. Minot. 1999a. A case of co-operative nursing and offspring care by mother and daughter feral horses. *J. Zool.* (London) 249:486-489.

Cameron, E.Z., W.L. Linklater, K.J. Stafford, and E.O. Minot. 2000. Aging and improving reproductive success in horses: Declining residual reproductive value or just older and wiser. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47:243-249.

Cameron, E.Z., K.J. Stafford, W.L. Linklater, and C.J. Veltman. 1999b. Suckling behaviour does not measure milk intake in horses, *Equus caballus. Anim. Behav.* 57:673-678.

Campitelli, S., C. Carenzi, and M. Verga. 1982. Factors which influence parturition in the mare and development of the foal. *Appl. Anim. Ethol.* 9:7-14.

Carson, K. and D.G.M. Wood-Gush. 1983a. Equine behaviour: I. A review of the literature on social and dam-foal behaviour. *Appl. Anim. Ethol.* 10:165-178.

Carson, K. and D.G.M. Wood-Gush. 1983b. Equine behaviour: II. A review of the literature on feeding, eliminative and resting behaviour. *Appl. Anim. Ethol.* 10:179-190.

Catcott, E.J. and J.F. Smithcors. 1972. *Equine medicine and surgery.* 2nd edition. American Veterinary Publications, Wheaton, Illinois. 960p.

Catlin, G. 1857. *Letters and notes on the manners, customs, and condition of the North American Indians.* W.P. Hazard, Philadelphia. 2 v.

Christopher, M. 1970. *ESP, seers and psychics.* T.Y. Crowell, New York. 268p.

Clark, D.K., G.R. Dellmeier, and T.H. Friend. 1988. Effect of the orientation of horses during transportation on behavior and physiology. *J. Anim. Sci.* 66(Suppl. 1):239.

Clark, D.K., T.H. Friend, and G.R. Dellmeier. 1993. The effects of orientation during trailer transport on heart rate, cortisol, and balance in horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 38:179-189.

Clarke, J.V., C.J. Nicol, R. Jones, and P.D. McGreevy. 1996. Effects of observational learning on food selection in horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 50:177-184.

Clay, C.M., E.L. Squires, R.P. Amann, and B.W. Pickett. 1987. Influences of season and artificial photoperiod on stallions: Testicular size, seminal characteristics and sexual behavior. *J. Anim. Sci.* 64:517-525.





Clutton-Brock, J. 1992. *Horse power: A history of the horse and the donkey in human societies.* Harvard University Press, Cambridge. 192p.

Clutton-Brock, J. 1999. *A natural history of domesticated mammals.* Cambridge University Press, New York. 238p.

Clutton-Brock, T.H., P.J. Greenwood, and R.P. Powell. 1976. Ranks and relationships in Highland ponies and Highland cows. *Z. Tierpsychol.* 41:202-216.

Coates, K.P. and S.D. Schemnitz. 1994. Habitat use and behavior of male mountain sheep in foraging associations with wild horses. *Great Basin Natur.* 54:86-90.

Colahan, P.T., I.G. Mayhew, A.M. Merritt, and J.N. Moore, eds. 1991. *Equine medicine and surgery.* 4th edition. American Veterinary Publications, Goleta, California. 2 v.

Collery, L. 1969. The sexual and social behaviour of the Connemara pony. *Brit. Vet. J.* 125:151-152.

Collery, L. 1978. Social interaction in an equine herd. *Proc. 1st World Congr. Ethol. Appl. to Zootechnics, Madrid, Spain.* Vol. I(E-I-8):87-91.

Collins, M.N., T.H. Friend, F.D. Jousan, and S.C. Chen. 2000. Effects of density on displacement, falls, injuries, and orientation during horse transportation. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 67:169-179.

Combie, J., J. Dougherty, E. Nugent, and T. Tobin. 1979. The pharmacology of narcotic analgesics in the horse. IV. Dose and time response relationships for behavioral responses to morphine, meperidine, pentazocine, anileridine, methadone and hydromorphone. *J. Equine Med. Surg.* 3:377-385.

Cooper, J.J., L. McDonald, and D.S. Mills. 2000. The effect of increasing visual horizons on stereotypic weaving: Implications for the social housing of stabled horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 69:67-83.

Cougouille-Gauffreteau, B. 1984. Effects of androgen treatment on social and sexual behaviour in mares. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 13:175.

Cougouille-Gauffreteau, B., M. Jussiaux, and C. Trillard. 1981. Étude, après arrêt du traitement, des conséquences de l'injection d'hormones mâles à des juments sur leur comportement social et leur position hiérarchique. *C.R. Acad. Sci. Paris* 292:1073-1076.

Cox, J.E. 1970. Some observations of an orphan foal. *Brit. Vet. J.* 126:658-659.

Cregier, S.E. 1979. Alleviating surface transit stress on horses. Paper presented to Canadian Federal Veterinary Inspectors, University of Saskatchewan, Saskatoon.

Cregier, S.E. 1981. Alleviating road transit stress on horses. *Anim. Regul. Stud.* 3:223-227.

Cregier, S.E. 1982. Reducing equine hauling stress: A review. *J. Equine Vet. Sci.* 2:186-189.

Crowe, C.W., R.E. Gardner, J.M. Humburg, R.F. Nachreiner, and R.C. Purohit. 1977. Plasma testosterone and behavioral characteristics in geldings with intact epididymides. *J. Equine Med. Surg.* 1:387-390.

Crowell-Davis, S.L. 1983. The behavior of Welsh pony foals and mares. Dissertation, Cornell University, Ithaca. 302p.

Crowell-Davis, S.L. 1985. Nursing behaviour and maternal aggression among Welsh ponies *(Equus caballus). Appl. Anim. Behav. Sci.* 14:11-25.

Crowell-Davis, S.L. 1986. Spatial relations between mares and foals of the Welsh pony *(Equus caballus). Anim. Behav.* 34:1007-1015.

Crowell-Davis, S.L. 1987. Self-grooming by mares and foals of the Welch pony *(Equus caballus). Appl. Anim. Behav. Sci.* 17:197-208.

Crowell-Davis, S.L. 1994. Daytime rest behavior of the Welsh pony *(Equus caballus)* mare and foal. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 40:197-210.

Crowell-Davis, S.L. and K.A. Houpt. 1985a. The ontogeny of flehmen in horses. *Anim. Behav.* 33:739-745.
Crowell-Davis, S.L. and K.A. Houpt. 1985b. Coprophagy by foals: Effect of age and possible functions. *Equine Vet. J.* 17:17-19.
Crowell-Davis, S.L. and K.A. Houpt. 1986. Maternal behavior. *Vet. Clin. No. Amer.: Equine Pract.* 2:557-571.
Crowell-Davis, S.L., K.A. Houpt, and J. Burnham. 1985a. Snapping by foals of *Equus caballus. Z. Tierpsychol.* 69:42-54.
Crowell-Davis, S.L., K.A. Houpt, and J. Carnevale. 1985b. Feeding and drinking behavior of mares and foals with free access to pasture and water. *J. Anim. Sci.* 60:883-889.
Crowell-Davis, S.L., K.A. Houpt, and C.M. Carini. 1986. Mutual grooming and nearest-neighbor relationships among foals of *Equus caballus. Appl. Anim. Behav.* Sci. 15:113-124.
Crowell-Davis, S.L., K.A. Houpt, and L. Kane. 1987. Play development in Welsh pony *(Equus caballus)* foals. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 18:119-131.
Csapó, G. 1972. Szopós csikók fokozatos elvalácztáza. *Állattenyésztés* 21:279-288.
Dallaire, A. 1986. Rest behavior. *Vet. Clin. No. Amer.: Equine Pract.* 2:591-607.
Dallaire, A. and Y. Ruckebusch. 1974a. Sleep and wakefulness in the housed pony under different dietary conditions. *Can. J. Comp. Med.* 38:65-71.
Dallaire, A. and Y. Ruckebusch. 1974b. Sleep patterns in the pony with observations on partial perceptual deprivation. *Physiol. Behav.* 12:789-796.
Danhof, K., M. Wainer, and G.H. Waring. 1995. Modeling the ethology of an animal group as a community of adaptive fuzzy agents. Pages 317-322 in C.H. Dagli et al., eds. *Intelligent engineering systems through artificial neural networks: Fuzzy logic and evolutionary programming.* ASME Press, Fairfield, New Jersey.
Dark, G.S. 1972. Two horses at liberty and their social interaction concerning a pole. Unpublished manuscript. Southern Illinois University, Carbondale.
Dark, G.S. 1975. Expressions of horses. Thesis, Southern Illinois University, Carbondale. 48p.
Denniston, R.H. 1980. The varying role of the male in feral horses. Pages 93-98 in R.H. Denniston, ed. *Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids*, 6-8 September 1979. University of Wyoming, Laramie.
Dixon, J.C. 1966. Pattern discrimination, learning set, and memory in a pony. Paper presented at the Midwestern Psychological Association Convention, Chicago.
Dixon, J.C. 1967. Acoustic behavior of horses *(Equus caballus* L.): Intraspecific salience and physical characteristics of three classes of recorded vocalizations. Thesis, Case Western Reserve University, Cleveland, Ohio. 47p.
Dobroruka, L.J. 1961. Eine Verhaltensstudie des Przewalski-Urwildpferdes *(Equus przewal-skii* Poliakov 1881) in dem Zoologischen Garten Prag. *Equus* 1:89-104.
Dodman, N.H., J.A. Normile, L. Shuster, and W. Rand. 1994. Equine self-mutilation syndrome (57 cases). *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 204:1219-1223.
Dodman, N.H., L. Shuster, M.H. Court, and R. Dixon. 1987. Investigation into the use of narcotic antagonists in the treatment of a stereotypic behavior pattern (crib-biting) in the horse. *Amer. J. Vet. Res.* 48:311-319.
Dodman, N.H., L. Shuster, M.H. Court, and J. Patel. 1988. Use of a narcotic antagonist (nalme-fene) to suppress self-mutilative behavior in a stallion. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 192:1585-1586.
Dolan, J.M. 1962. Remarks on the Przewalski horses in the Zoological Garden of Prague. *Säugetierk. Mitt.* 10:136.



Dougherty, D.M. and P. Lewis. 1993. Generalization of a tactile stimulus in horses. *J. Exper. Anal. Behav.* 59:521-528.
Douglas, R.H. and O.J. Ginther. 1972. Effect of prostaglandin $F_2\alpha$ on length of diestrus in mares. *Prostaglandins* 2:265-268.
Dowsett, K.F. and W.A. Pattie. 1980. Collection of semen from stallions at stud. *Austral. Vet. J.* 56:373-378.
Drummond, A.J., P.C. Trexler, G.B. Edwards, C. Hillidge, and J.E. Cox. 1973. A technique for the production of gnotobiotic foals. *Vet. Rec.* 92:555-557.
Duke-Elder, S., ed. 1958. *System of ophthalmology.* Vol. I. The eye in evolution. H. Kimpton, London.
Duncan, P. 1980. Time-budgets of Camargue horses. II. Time-budgets of adult horses and weaned sub-adults. *Behaviour* 72:26-49.
Duncan, P. 1982. Foal killing by stallions. *Appl. Anim. Ethol.* 8:567-570.
Duncan, P. 1983. Determinants of the use of habitat by horses in a Mediterranean wetland. *J. Anim. Ecol.* 52:93-109.
Duncan, P. 1985. Time-budgets of Camargue horses. III. Environmental influences. *Behaviour* 92:188-208.
Duncan, P., ed. 1992a. *Zebras, asses, and horses: An action plan for the conservation of wild equids.* IUCN/SSC Equid Specialist Group, IUCN, Gland, Switzerland. 36p.
Duncan, P. 1992b. *Horses and grasses: The nutritional ecology of equids and their impact on the Camargue.* Springer-Verlag, New York. 287p.
Duncan, P. and P. Cowtan. 1980. An unusual choice of habitat helps Camargue horses to avoid blood-sucking horse-flies. *Biol. Behav.* 5:55-60.
Duncan, P., C. Feh, J.C. Gleize, P. Malkas, and A.M. Scott. 1984a. Reduction of inbreeding in a natural herd of horses. *Anim. Behav.* 32:520-527.
Duncan, P., P.H. Harvey, and S.M. Wells. 1984b. On lactation and associated behaviour in a natural herd of horses. *Anim. Behav.* 32:255-263.
Duncan, P. and N. Vigne. 1979. The effect of group size in horses on the rate of attacks by blood-sucking flies. *Anim. Behav.* 27:623-625.
Duren, S.E., C.T. Dougherty, S.G. Jackson, and J.P. Baker. 1989. Modification of ingestive behavior due to exercise in yearling horses grazing orchardgrass. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 22:335-345.
Eagle, T.C., C.S. Asa, R.A. Garrott, E.D. Plotka, D.B. Siniff, and J.R. Tester. 1993. Efficacy of dominant male sterilization to reduce reproduction in feral horses. *Wildl. Soc. Bull.* 21:116-121.
Ebhardt, H. 1954. Verhaltensweisen von Islandpferden in einem norddeutschen Freigelände. *Säugetierk. Mitt.* 2:145-154.
Ebhardt, H. 1957. Drei unterschiedliche Verhaltensweisen von Islandpferden in norddeutschen Freigehegen. *Säugetierk. Mitt.* 5:113-117.
Ebhardt, H. 1962. Ponies und Pferde in Röntgenbild nebst einigen stammesgeschichtlichen Bemerkungen dazu. *Säugetierk. Mitt.* 10:145-168.
Echteler, S.M., R.R. Fay, and A.N. Popper. 1994. Structure of the mammalian cochlea. Pages 134-171 in R.R. Fay and A.N. Popper, eds. *Comparative hearing: Mammals.* Springer-Verlag, New York.
Eldridge, F. and Y. Suzuki. 1976. A mare mule—dam or foster mother. *J. Heredity* 67:353-360.
Ellard, M. E. and S.L. Crowell-Davis. 1989. Evaluating equine dominance in draft mares. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 24:55-75.

Epstein, H. 1971. *The origin of the domestic animals of Africa.* Africana, New York. 2 v.
Estep, D.Q., S.L. Crowell-Davis, S.A. Earl-Costello, and S.A. Beatey. 1993. Changes in the social behavior of drafthorse *(Equus caballus)* mares coincident with foaling. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 35:199-213.
Estes, R.D. 1972. The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction. *Mammalia* 36:315-341.
Evander, R.L. 1989. Phylogeny of the family Equidae. Pages 109-127 in D.R. Prothero and R.M. Schoch, eds. *The evolution of perissodactyls.* Clarendon Press, Oxford.
Evans, J.W. 1990. Anatomy, physiology, and care of the feet and legs. Pages 683-752 in J.W. Evans, A. Borton, H.F. Hintz, and L.D. Van Vleck, eds. *The horse.* 2nd edition. W.H. Freeman, New York.
Ewing, S.A., D.C. Lay, Jr., and E. von Borell. 1999. *Farm animal well-being: Stress physiology, animal behavior, and environmental design.* Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 357 p.
Fagen, R.M. and T.K. George. 1977. Play behavior and exercise in young ponies *(Equus caballus* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2:267-269.
Farley, C.T. and C.R. Taylor. 1991. A mechanical trigger for the trot-gallop transition in horses. *Science* 253:306-308.
Feh, C. 1990. Long-term paternity data in relation to different aspects of rank for Camargue stallions, *Equus caballus. Anim. Behav.* 40:995-996.
Feh, C. 1999. Alliances and reproductive success in Camargue stallions. *Anim. Behav.* 57:705-713.
Feh, C. and J. De Mazières. 1993. Grooming at a preferred site reduces heart rate in horses. *Anim. Behav.* 46:1191-1194.
Feist, J.D. 1971. Behavior of feral horses in the Pryor Mountain Wild Horse Range. Thesis, University of Michigan, Ann Arbor. 130 p.
Feist, J.D. and D.R. McCullough. 1975. Reproduction in feral horses. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23:13-18.
Feist, J.D. and D.R. McCullough. 1976. Behavior patterns and communication in feral horses. *Z. Tierpsychol.* 41:337-371.
Fiske, J.C. 1979. *How horses learn.* S. Greene Press, Brattleboro, Vermont. 148p.
Fiske, J.C. and G.D. Potter. 1979. Discrimination reversal learning in yearling horses. *J. Anim. Sci.* 49:583-588.
Flade, J.E. 1958. Die Verteilung der Geburten bei Pferden auf die Tageszeit. *Tierzucht,* 12:93-95.
Flannery, B. 1997. Relational discrimination learning in horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 54:267-280.
Florian Buchner, H.H. 2001. Gait adaptation in lameness. Pages 251-279 in W. Back and H. M. Clayton, eds. *Equine locomotion.* W.B. Saunders, New York.
Ford, B. and R.R. Keiper. 1979. *The island ponies: An environmental study of their life on Assateague.* W. Morrow, New York. 95 p.
Fowler, M. E. 1995. *Restraint and handling of wild and domestic animals.* 2nd edition. Iowa State University Press, Ames. 383 p.
Fox, M.W. 1965. *Canine behavior.* C.C. Thomas, Springfield, Illinois. 137 p.
Francis-Smith, K. 1978. The nursing behaviour of foals. *Proc. 1st World Congr. Ethol. Appl. to Zootechnics, Madrid, Spain.* Vol. II(E-4-01):97.
Francis-Smith, K., R.G. Carson, and D.G.M. Wood-Gush. 1982. A grazing recorder for horses — Its design and use. *Appl. Anim. Ethol.* 8:413-424.



Francis-Smith, K. and D.G.M. Wood-Gush. 1977. Coprophagia as seen in Thoroughbred foals. *Equine Vet. J.* 9:155-157.
François, J., L. Wouters, V. Victoria-Troncoso, A. de Rouck, and A. van Gerven. 1980. Morphometric and electrophysiologic study of the photoreceptors in the horse. *Ophthalmologica* 181:340-349.
Franke Stevens, E. 1988. Contests between bands of feral horses for access to fresh water: The resident wins. *Anim. Behav.* 36:1851-1853.
Franke Stevens, E. 1990. Instability of harems of feral horses in relation to season and presence of subordinate stallions. *Behaviour* 112:149-161.
Franke Stevens, E. 1991. Population dynamics in an island population of feral horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 29:512-513.
Fraser, A.C. 1967. Restraint in the horse. *Vet. Rec.* 80:56-64.
Fraser, A.F. 1970. Some observations on equine oestrus. *Brit. Vet. J.* 126:656-657.
Fraser, A.F., H. Hastie, R.B. Callicott, and S. Brownlie. 1975. An exploratory ultrasonic study on quantitative fetal kinesis in the horse. *Appl. Anim. Ethol.* 1:395-404.
Fraser, J.A. 1969. Some observations on the behaviour of the horse in pain. *Brit. Vet. J.* 125:150-151.
Fretz, P.B. 1977. Behavioral virilization in a brood mare. *Appl. Anim. Ethol.* 3:277-280. Gabel, A.A. 1972. Drugs used in restraint. Pages 655-659 in E.J. Catcott and J.F. Smithcors, eds. *Equine medicine and surgery.* 2nd edition. American Veterinary Publications, Wheaton, Illinois.
Gabel, A.A. and E.W. Jones. 1972. General anesthesia. Pages 659-664 in E.J. Catcott and J.F. Smithcors, eds. *Equine medicine and surgery.* 2nd edition. American Veterinary Publications, Wheaton, Illinois.
Ganskopp, D. and M. Vavra. 1986. Habitat use by feral horses in the northern sagebrush steppe. *J. Range Mgmt.* 39:207-212.
Ganskopp, D. and M. Vavra. 1987. Slope use by cattle, feral horses, deer, and bighorn sheep. *Northwest Sci.* 61:74-81.
Gardner, L.P. 1933. The responses of horses to the situation of a closed feed box. *J. Comp. Psychol.* 15:445-467.
Gardner, L.P. 1937a. The responses of horses in a discrimination problem *J. Comp. Psychol.* 23:13-34.
Gardner, L.P. 1937b. Responses of horses to the same signal in different positions. *J. Comp. Psychol.* 23:305-332.
Gardner, L.P. 1942. Conditioning horses and cows to the pail as a signal. *J. Comp. Psychol.* 34:29-41.
Garrott, R.A. 1990. Demography of feral horse populations in the western United States. Dissertation, University of Minnesota. 131 p.
Gates, S. 1979. A study of the home ranges of free-ranging Exmoor ponies. *Mammal Rev.* 9:3-18.
George, M., Jr. and O.A. Ryder. 1986. Mitochondrial DNA evolution in the genus *Equus. Molec. Biol. Evol.* 3:535-546.
Gibbs, A.E. and T.H. Friend. 1999. Horse preference for orientation during transport and the effect of orientation on balancing ability. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 63:1-9.
Giebel, H.-D. 1958. Visuelles Lernvermögen bei Einhufern. *Zool. Jb.* 67:487-520.
Gillham, S.B., N.H. Dodman, L. Shuster, R. Kream, and W. Rand. 1994. The effect of diet on cribbing behavior and plasma ß-endorphin in horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 41:147-153.

Ginther, O.J. 1974. Occurrence of anestrus, estrus, diestrus, and ovulation over a 12-month period in mares. *Amer. J. Vet. Res.* 35:1173-1179.

Ginther, O.J. 1979. *Reproductive biology of the mare: Basic and applied aspects.* O.J. Ginther, Cross Plaines, Wisconsin. 413 p.

Ginther, O.J. and P.E. Meckley. 1972. Effect of intrauterine infusion on length of diestrus in cows and mares. *Vet. Med.* 67:751-754.

Ginther, O.J., H.L. Whitmore, and E.L. Squires. 1972. Characteristics of estrus, diestrus, and ovulation in mares and effects of season and nursing. *Amer. J. Vet. Res.* 33:1935-1939.

Glendinning, S.A. 1977. The behaviour of sucking foals. *Brit. Vet. J.* 133:192.

Göbel, F. and K. Zeeb. 1963. Primitivpferde und ihre Haltung. *Tierärztl. Umsch.* 18:64, 67-71.

Goldschmidt-Rothschild, B. von and B. Tschanz. 1978. Soziale organisation und verhalten einer Jungtierherde beim Camargue-Pferd. *Z. Tierpsychol.* 46:372-400.

Gordon, I. 1997. *Controlled reproduction in horses, deer, and camelids.* CAB International, Oxford. 215 p.

Green, N.F. and H.D. Green. 1977. The wild horse population of Stone Cabin Valley, Nevada: A preliminary report. Pages 59-65 in *Proc. National Wild Horse Forum*, 4-7 April 1977. R-127, Cooperative Extension Service, University of Nevada, Reno.

Grogan, J.W. 1951. The gaits of horses. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 119:112-117.

Gröngröft, B. 1972. Rangordnung bei Pferden. Inaugural-Dissertation, Tierärztliche Hochschule Hannover. 85 p.

Groves, C.P. 1974. *Horses, asses, and zebras in the wild.* David and Charles, London 192 p.

Groves, C.P. 1994. Morphology, habitat, and taxonomy. Pages 39-59 in L. Boyd and K.A. Houpt, eds. *Przewalski's horse.* State University of New York Press, Albany.

Groves, C.P. and O.A. Ryder. 2000. Systematics and phylogeny of the horse. Pages 1-24 in A.T. Bowling and A. Ruvinsky, eds. *The genetics of the horse.* CAB International, New York.

Grubb, P. 1993. Order Perissodactyla. Pages 369-372 in D.E. Wilson and D.M. Reeder, eds. *Mammal species of the world.* 2nd edition. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Grzimek, B. 1943a. Begrüssung zweier Pferde: das Erkennen von Phantomen und Bildern. *Z. Tierpsychol.* 5:465-480.

Grzimek, B. 1943b. Heimfinde-Versuche mit Pferden. *Z. Tierpsychol.* 5:481-497.

Grzimek, B. 1944a. Scheuversuche mit Pferden. *Z. Tierpsychol.* 6:26-40.

Grzimek, B. 1944b. Das Erkennen von Menschen durch Pferde. *Z. Tierpsychol.* 6:110-120.

Grzimek, B. 1949a. Ein Fohlen, des kein Pferd kannte. *Z. Tierpsychol.* 6:391-405.

Grzimek, B. 1949b. Die Rechts- und Linkshandigkeit bei Pferden, Papageien und Affen. *Z. Tierpsychol.* 6:406-432.

Grzimek, B. 1949c. Gedächtnisversuche mit Pferden. *Z. Tierpsychol.* 6:445-454.

Grzimek, B. 1949d. Rangordnungsversuche mit Pferden. *Z. Tierpsychol.* 6:455-464.

Grzimek, B. 1952. Versuche über das Farbsehen von Pflanzenessern. I. Das farbige Sehen (und die Sehschärfe) von Pferden. *Z. Tierpsychol.* 9:23-39.

Haag, E.L., R. Rudman, and K.A. Houpt. 1980. Avoidance, maze learning and social dominance in ponies. *J. Anim. Sci.* 50:329-335.

Haenlein, G.F.W., R.D. Holdren, and Y.M. Yoon. 1966. Comparative response of horses and sheep to different physical forms of alfalfa hay. *J. Anim. Sci.* 25:740-743.

Hafez, E.S.E., M. Williams, and S. Wierzbowski. 1962. The behaviour of horses. Pages 370-396 in E.S.E. Hafez, ed. *The behaviour of domestic animals.* 1st edition. Williams and Wilkins, Baltimore.

Hamilton, G.V. 1911. A study of trial and error reactions in mammals. *J. Anim. Behav.* 1:33-66.





Hanggi, E.B. 1999a. Categorization learning in horses *(Equus caballus)*. *J. Comp. Psychol.* 113:243-252.

Hanggi, E.B. 1999b. Interocular transfer of learning in horses. *J. Equine Vet. Sci.* 19:518-523.

Hansen, K.V. and J.C. Mosley. 2000. Effects of roundups on behavior and reproduction of feral horses. *J. Range Mgmt.* 53:479-482.

Hansen, R.M. 1976. Foods of free-ranging horses in southern New Mexico. *J. Range Mgmt.* 29:347.

Harlow, H.F. 1949. The formation of learning sets. *Psychol. Rev.* 56:51-56.

Harman, A.M., S. Moore, R. Hoskins, and P. Keller. 1999. Horse vision and an explanation for the visual behaviour originally explained by the "ramp retina." *Equine Vet. J.* 31:384-390.

Harrison, L.A., E.L. Squires, T.M. Nett, and A.O. McKinnon. 1990. Gonadotropin response by postpartum mares to gonadotropin-releasing hormone. *J. Anim. Sci.* 68:2430-2435.

Hassenberg, L. 1971. *Verhalten bei Einhufern.* Neue Brehm-Bücherei 427, Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt. 159 p.

Hawkes, J., M. Hedges, P. Daniluk, H.F. Hintz, and H.F. Schryver. 1985. Feed preferences of ponies. *Equine Vet. J.* 17:20-22.

Hebel, R. 1976. Distribution of retinal ganglion cells in five mammalian species. *Anat. Embryol.* 150:45-51.

Hechler, B. 1971. Beitrag zur Ethologie des Islandpferdes. Inaugural-Dissertation, Universität Giessen. 90 p.

Heffner, H.E. and R.S. Heffner. 1984. Sound localization in large mammals: Localization of complex sounds by horses. *Behav. Neurosci.* 98:541-555.

Heffner, R.S. 1997. Comparative study of sound localization and its anatomical correlates in mammals. *Acta Otolaryngol.* 532(suppl.):46-53.

Heffner, R.S. and H.E. Heffner. 1983. Hearing in large mammals: Horses *(Equus caballus)* and cattle *(Bos taurus)*. *Behav. Neurosci.* 97:299-309.

Heffner, R.S. and H.E. Heffner. 1986. Localization of tones by horses: Use of binaural cues and the role of the superior olivary complex. *Behav. Neurosci.* 100:93-103.

Heffner, R.S. and H.E. Heffner. 1992. Visual factors in sound localization in mammals. *J. Comp. Neurol.* 317:219-232.

Heglund, N.C., C.R. Taylor, and T.A. McMahon. 1974. Scaling stride frequency and gait to animal size: Mice to horses. *Science* 186:1112-1113.

Heird, J.C., A.M. Lennon, and R.W. Bell. 1981. Effects of early experience on the learning ability of yearling horses. *J. Anim. Sci.* 53:1204-1209.

Heird, J.C., C.E. Lokey, and D.C. Cogen. 1986a. Repeatability and comparison of two maze tests to measure learning ability in horses. *Appl. Anim Behav. Sci.* 16:103-119.

Heird, J.C., D.D. Whitaker, R.W. Bell, C.B. Ramsey, and C.E. Lokey. 1986b. The effects of handling at different ages on the subsequent learning ability of 2-year-old horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 15:15-25.

Hendrikse, J. 1972. Draagtijden van Nederlandse paarderassen. *Tijdschr. Diergeneesk.* 97:477-480.

Hendrix, G. 1968. Unverbalized awareness as an agency for transfer of learning. Paper presented at Symposium No. 40. The effects of conscious purpose on human adaptation. Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research, Burg Wartenstein, Austria.

Heptner, V.G., A.A. Nasimovič, and A.G. Bannikov. 1966. Paarhufer und Unpaarhufer. Band I in V.G. Heptner and N.P. Naumov, eds. *Die Säugetiere der Sowjetunion.* G. Fischer, Jena.

Hildebrand, M. 1959. Motions of the running cheetah and horse. *J. Mammal.* 40:481-495.

Hildebrand, M. 1965. Symmetrical gaits of horses. *Science* 150:701-708.

Hildebrand, M. 1977. Analysis of asymmetrical gaits. *J. Mammal.* 58:131-156.

Hildebrand, M. 1987. The mechanics of horse legs. *Amer. Sci.* 75:594-601.

Hintz, H.F. 1990. Feeds and feeding. Pages 251-295 in J.W. Evans, A. Borton, H.F. Hintz, and L.D. Van Vleck, eds. *The horse.* 2nd edition. W.H. Freeman, New York.

Hintz, H.F., R.L. Hintz, D.H. Lein, and L.D. Van Vleck. 1979. Length of gestation periods in Thoroughbred mares. *J. Equine Med. Surg.* 3:289-292.

Hoffmann, R. 1985. On the development of social behaviour in immature males of a feral horse population *(Equusprzewalskii* f. *caballus). Z. S ugetierk.* 50:302-314.

Holland, J.L., D.S. Kronfeld, and T.N. Meacham. 1996. Behavior of horses is affected by soy lecithin and corn oil in the diet. *J. Anim. Sci.* 74:1252-1255.

Holmes, L.N., G.K. Song, and E.O. Price. 1987. Head partitions facilitate feeding by subordinate horses in the presence of dominant pen-mates. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 19:179-182.

Houpt, K.A. 1981. Equine behavior problems in relation to humane management. *Int. J. Stud. Anim. Prob.* 2:329-337.

Houpt, K.A. 1986. Stable vices and trailer problems. *Vet. Clin. No. Amer.: Equine Pract.* 2:623-633.

Houpt, K.A., A. Eggleston, K. Kunkle, and T.R. Houpt. 2000. Effect of water restriction on equine behavior and physiology. *Equine Vet. J.* 32:341-344.

Houpt, K.A. and J. Feldman. 1993. Animal behavior case of the month: Maternal rejection of the foal. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 203:1279-1280.

Houpt, K.A. and H.F. Hintz. 1981. Changes in the mare-foal bond with time. Paper presented at Animal Behavior Society Annual Meeting, University of Tennessee, Knoxville.

Houpt, K.A. and H.F. Hintz. 1983. Some effects of maternal deprivation on maintenance behavior, spatial relationships and responses to environmental novelty in foals. *Appl. Anim. Ethol.* 9:221-230.

Houpt, K.A., H.F. Hintz, and W.R. Butler. 1984. A preliminary study of two methods of weaning foals. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 12:177-181.

Houpt, K.A. and T.R. Houpt. 1988. Social and illumination preferences of mares. *J. Anim. Sci.* 66:2159-2164.

Houpt, K.A. and R. Keiper. 1982. The position of the stallion in the equine dominance hierarchy of feral and domestic ponies. *J. Anim. Sci.* 54:945-950.

Houpt, K.A. and R. Kusunose. 2000. Genetics of behaviour. Pages 281-306 in A.T. Bowling and A. Ruvinsky, eds. *The genetics of the horse.* CAB International, New York.

Houpt, K.A., K. Law, and V. Martinisi. 1978. Dominance hierarchies in domestic horses. *Appl. Anim. Ethol.* 4:273-283.

Houpt, K.A., M.F. O'Connell, T.A. Houpt, and D.A. Carbonaro. 1986. Night-time behavior of stabled and pastured peri-parturient ponies. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 15:103-111.

Houpt, K.A., M.S. Parsons, and H.F. Hintz. 1982. Learning ability of orphan foals, of normal foals and of their mothers. *J. Anim. Sci.* 55:1027-1032.

Houpt, K.A. and R. Smith. 1993. Animal behavior case of the month: Non-nutritive sucking
by a horse. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 203:377-378. Houpt, K.A. and T.R. Wolski. 1979. Equine maternal behavior and its aberrations. *Equine Pract.*
1:7-20.

Houpt, K.A., D.M. Zahorik, and J.A. Swartzman-Ardert. 1990. Taste aversion learning in horses. *J. Anim. Sci.* 68:2340-2344.

Howell, C.E. and W.C. Rollins. 1951. Environmental sources of variation in the gestation length of the horse. *J. Anim. Sci.* 10:789-796.





Hoyt, D.F. and C.R. Taylor. 1981. Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature* 292:239-240.

Hubbard, R.E. and R.M. Hansen. 1976. Diets of wild horses, cattle and mule deer in the Piceance Basin, Colorado. *J. Range Mgmt.* 29:389-392.

Hughes, A. 1977. The topography of vision in mammals of contrasting life style: Comparative optics and retinal organization. Pages 613-756 in F. Crescitelli, ed. *The visual system in vertebrates.* Vol. 7/5. Handbook of Sensory Physiology. Springer-Verlag, New York.

Hughes, J.P. 1978. Inducing springtime estrus in the mare. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 172:817.

Hughes, J.P., G.H. Stabenfeldt, and J.W. Evans. 1972a. Clinical and endocrine aspects of the estrous cycle of the mare. *Proc. 18th Annual Conv. Amer. Assoc. Equine Prac.* 119-148.

Hughes, J.P., G.H. Stabenfeldt, and J.W. Evans. 1972b. Estrous cycle and ovulation in the mare. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 161:1367-1374.

Hughes, R.D., P. Duncan, and J. Dawson. 1981. Interactions between Camargue horses and horseflies (Diptera: Tabanidae). *Bull. Ent. Res.* 71:227-242.

Hunter, L. and K.A. Houpt. 1989. Bedding material preferences of ponies. *J. Anim. Sci.* 67:1986-1991.

Hurtgen, J.P. and H.L. Whitmore. 1979. Induction of estrus and ovulation by endometrial biopsy in mares with prolonged diestrus. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 175:1196-1197.

Irvine, D.S., B.R. Downey, W.G. Parker, and J.J. Sullivan. 1975. Duration of oestrus and time of ovulation in mares treated with synthetic Gn-RH (AY-24,031). *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23:279-283.

Jacobs, G.H. 1993. The distribution and nature of colour vision among the mammals. *Biol. Rev.* 68:413-471.

Janis, C. 1976. The evolutionary strategy of the Equidae and the origins of rumen and cecal digestion. *Evolution* 30:757-774.

Janzen, D.H. 1978. How do horses find their way home? *Biotropica* 10:240.

Jaworowska, M. 1976. Verhaltensbeobachtungen an primitiven polnischen Pferden, die in einem polnischen Wald-Schutzgebiet—in Freiheit Lebend—erhalten werden. *S ugetierk. Mitt.* 24:241-268.

Jaworowska, M. 1981. Die Fortpflanzung primitiver polnischer Pferde, die frei im Waldschutzgebiet leben. *Säugetierk. Mitt.* 29:46-71.

Jeffcott, L.B. 1972. Observations on parturition in crossbred pony mares. *Equine Vet. J.* 4:209-213.

Jezierski, T., Z. Jaworski, and A Görecka. 1999. Effects of handling on behaviour and heart rate of Konik horses: Comparison of stable- and forest-reared youngstock. *Appl. Anim. Behav.* Sci. 62:1-11.

Jordan, R.M. and G.C. Marten. 1975. Effect of three pasture grasses on yearling pony weight gains and pasture carrying capacity. *J. Anim. Sci.* 40:86-89.

Kaminski, M. and P. Duncan. 1981. Hemotypes and genetic structure of Camargue horses. *Biochem. Syst. Ecol.* 9:365-371.

Kare, M. 1971. Comparative study of taste. Pages 278-292 in L.M. Beidler, ed. *Chemical senses: Taste.* Vol. 4/2. Handbook of sensory physiology. Springer-Verlag, New York.

Kaseda, Y. 1981. The structure of the groups of Misaki horses in Toi Cape. *Jpn. J. Zootech. Sci.* 52:227-235.

Kaseda, Y. 1983. Seasonal changes in time spent grazing and resting of Misaki horses. *Jpn. J. Zootech. Sci.* 54:464-469.

Kaseda, Y. and A.M. Khalil. 1996. Harem size and reproductive success of stallions in Misaki feral horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 47:163-173.

Kaseda, Y., A.M. Khalil, and H. Ogawa. 1995. Harem stability and reproductive success of Misaki feral mares. *Equine Vet. J.* 27:368-372.

Kaseda, Y., K. Nozawa, and K. Mogi. 1982. Sire-foal relationships between harem stallions and foals in Misaki horses. *Jpn. J. Zootech. Sci.* 53:822-830.

Kaseda, Y., K. Nozawa, and K. Mogi. 1984. Separation and independence of offsprings from the harem groups in Misaki horses. *Jpn. J. Zootech. Sci.* 55:852-857.

Keiper, R.R. 1975. The behavior, ecology and social organization of the feral ponies of Assateague Island. Report submitted to Assateague Island National Seashore, National Park Service, Maryland.

Keiper, R.R. 1976a. Social organization of feral ponies. *Proc. Pennsylvania Acad. Sci.* 50:69-70.

Keiper, R.R. 1976b. Interactions between cattle egrets and feral ponies. *Proc. Pennsylvania Acad. Sci.* 50:89-90.

Keiper, R.R. 1979a. Anti-insect behaviors of feral ponies. Paper presented at Animal Behavior Society Annual Meeting, Tulane University, New Orleans.

Keiper, R.R. 1979b. Population dynamics of feral ponies. Paper presented at Symposium on the Ecology and Behavior of Wild and Feral Equids, University of Wyoming, Laramie.

Keiper, R.R. 1980. Band fission and formation in feral ponies. Paper presented at Animal Behavior Society Annual Meeting, Colorado State University, Fort Collins.

Keiper. R.R. 1986. Social structure. *Vet. Clin. No. Amer.: Equine Pract.* 2:465-484.

Keiper, R.R. and J. Berger. 1982. Refuge-seeking and pest avoidance by feral horses in desert and island environments. *Appl. Anim. Ethol.* 9:111-120.

Keiper, R.R. and K.A. Houpt. 1984. Reproduction in feral horses: An eight-year study. *Amer. J. Vet. Res.* 45:991-995.

Keiper, R.R. and M.A. Keenan. 1980. Nocturnal activity patterns of feral ponies. *J. Mammal.* 61:116-118.

Keiper, R.R. and H.H. Sambraus. 1986. The stability of equine dominance hierarchies and the effects of kinships, proximity and foaling status on hierarchy rank. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 16:121-130.

Keverling Buisman, A.K. and R. van Weeren. 1982. Breeding and management of Przewalski horses in captivity. Pages 77-153 in J. Bouman, I. Bouman, and A. Goeneveld, eds. *Breeding Przewalski horses in captivity for release into the wild.* Foundation for the Preservation and Protection of the Przewalski Horse, Rotterdam.

Kiley, M. 1972. The vocalizations of ungulates, their causation and function. *Z. Tierpsychol.* 31:171-222.

Kiley-Worthington, M. 1976. The tail movements of ungulates, canids and felids, with particular reference to their causation and function as displays. *Behaviour* 56:69-115.

Kiley-Worthington, M. 1984. Time-budgets and social interactions in horses: The effect of different environments. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 13:181.

Kirkpatrick, J.F. and J.W. Turner, Jr. 1991. Changes in herd stallions among feral horse bands and the absence of forced copulation and induced abortion. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29:217-219.

Kirschvink, J.L. 2000. Earthquake prediction by animals: Evolution and sensory perception. *Bull. Seismol. Soc. Amer.* 90:312-323.

Klingel, H. 1972. Das Verhalten der Pferde (Equidae). *Handb. Zool.* 8, No. 49, 10 (24): 1-68.

Klingel, H. 1977. Communication in Perissodactyla. Pages 715-727 in T.A. Sebeok, ed. *How animals communicate.* Indiana University Press, Bloomington.

Knight, H.D. 1972. Other bacterial infections. Pages 85-113 in E.J. Catcott and J.F. Smithcors, eds. *Equine medicine and surgery.* 2nd edition. American Veterinary Publications, Wheaton, Illinois.

Knill, L.M., R.D. Eagleton, and E. Harver. 1977. Physical optics of the equine eye. *Amer. J. Vet. Res.* 38:735-737.

Koch, W. 1951. Psychogene Beeinflussung des Geburtstermins bei Pferden. *Z. Tierpsychol.* 8:441-443.

Koegel, A. 1954. Vom Öffnen von Türen durch Tiere. *Z. Tierpsychol.* 11:495-496.

Kolter, L. 1984. Soziale Beziehungen zwischen Pferden und deren Auswirkungen auf die Aktivität bei Gruppenhaltung. Inaugural-Dissertation, Universität zu Köln. 118 p.

Kolter, L. and W. Zimmermann. 1988. Social behaviour of Przewalski horses *(Equus p. przewalskii)* in the Cologne Zoo and its consequences for management and housing. *Appl. Anim. Behav.* Sci. 21:117-145.

Kosiniak, K. 1975. Characteristics of the successive jets of ejaculated semen of stallions. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23:59-61.

Kownacki, M., E. Sasimowski, M. Budzyński, T. Jezierski, M. Kapron, B. Jelen, M. Jaworska, R. Dziedzic, A. Seweryn, and Z. Solmka. 1978. Observations of the twenty-four hour rhythm of natural behaviour of Polish primitive horse bred for conservation of genetic resources in a forest reserve. *Genetica Polonica* 19:61-77.

Kratzer, D.D., W.M. Netherland, R.E. Pulse, and J.P. Baker. 1977. Maze learning in Quarter Horses. *J. Anim. Sci.* 45:896-902.

Kristula, M.A. and S.M. McDonnell. 1994. Drinking water temperature affects consumption of water during cold weather in ponies. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 41:155-160.

Krysl, L. J., G.E. Plumb, M.E. Hubbert, B.F. Sowell, T.K. Jewett, M.A. Smith, and J.W. Waggoner, Jr. 1983. Foraging behavior and water use of horses and cattle in the Wyoming Red Desert. *Prairie Natur.* 15:29-34.

Krzak, W.E., H.W. Gonyou, and L.M. Lawrence. 1991. Wood chewing by stabled horses: Diurnal pattern and effects of exercise. *J. Anim. Sci.* 69:1053-1058.

Kusunose, R., H. Hatakeyama, F. Ichikawa, K. Kubo, A. Kiguchi, Y. Asai,. and K. Ito. 1986. Behavioral studies on yearling horses in field environments: 2. Effects of the group size on the behavior of horses. *Bull. Equine Res. Inst.* 23:1-6.

Kusunose, R., H. Hatakeyama, F. Ichikawa, H. Oki, Y. Asai, and K. Ito. 1987. Behavioral studies on yearling horses in field environment: 3. Effects of the pasture shape on the behavior of horses. *Bull. Equine Res. Inst.* 24:1-5.

Kusunose, R., H. Hatakeyama, K. Kubo, A. Kiguchi, Y. Asai, Y. Fujii, and K. Ito. 1985. Behavioral studies on yearling horses in field environments: 1. Effects of the field size on the behavior of horses. *Bull. Equine Res. Inst.* 22:17.

Kusunose, R. and H. Sawazaki. 1984a. The behavioral development of Thoroughbred foals and the relationship between dams and foals. *Jpn. J. Zootech. Sci.* 55:263-271.

Kusunose, R. and H. Sawazaki. 1984b. Individual differences in the behavior of Thoroughbred dams and their foals. *Jpn. J. Zootech. Sci.* 55:272-278.

Lagerweij, E., P.C. Nelis, V.M. Wiegant, and J.M. van Ree. 1984. The twitch in horses: A variant of acupuncture. *Science* 225:1172-1174.

Lane, J.G. and T.S. Mair. 1987. Observations on headshaking in the horse. *Equine Vet. J.* 19:331-336.

Lawson, A.C. 1908. The California earthquake of April 18, 1906. Report of the State Earthquake Investigation Committee. Publ. 87. Carnegie Institution, Washington, D.C.

Leach, D.H. and A.I. Dagg. 1983a. Evolution of equine locomotion research. *Equine Vet. J.* 15:87-92.
Leach, D.H. and A.I. Dagg. 1983b. A review of research on equine locomotion and biomechanics. *Equine Vet. J.* 15:93-102.
Leach, D.H. and K. Ormrod. 1984. The technique of jumping a steeplechase fence by competing event-horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 12:15-24.
Leahy, J.R. and P. Barrow. 1953. *Restraint of animals.* 2nd edition. Cornell Campus Store, Ithaca, New York. 269p.
Leblanc, M.A. and M.-F. Bouissou. 1981. Mise au point d'une épreuve destinée à l'étude de la reconnaissance du jeune par la mère chez le cheval. *Biol. Behav.* 6:283-290.
Lenarz, M.S. 1985. Lack of diet segregation between sexes and age groups in feral horses. *Can. J. Zool.* 63:2583-2585.
Levine, M.A. 1999. Botai and the origin of horse domestication. *J. Anthropol. Archaeol.* 18:29-78.
Lindberg, A.C., A. Kelland, and C.J. Nicol. 1999. Effects of observational learning on acquisition of an operant response in horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 61:187-199.
Lindsay, F.E.T. and F.L. Burton. 1983. Observational study of „urine testing" in the horse and donkey stallion. *Equine Vet. J.* 15:330-336.
Lindsay, F.E.T., H.M. Clayton, and M. Pirie. 1978. The vomeronasal organ of the horse and donkey. *J. Anat.* 127:655.
Line, S.W., B.L. Hart, and L. Sanders. 1985. Effect of prepubertal versus postpuberal castration on sexual and aggressive behavior in male horses. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 186:249-251.
Linklater, W.L. and E.Z. Cameron. 2000. Tests for cooperative behaviour between stallions. *Anim. Behav.* 60:731-743.
Linklater, W.L., E.Z Cameron, E.O. Minot, and K.J. Stafford. 1999. Stallion harassment and the mating system of horses. *Anim. Behav.* 58:295-306.
Littlejohn, A. 1970. Behaviour of horses recovering from anaesthesia. *Brit. Vet. J.* 127:617-621.
Littlejohn, A. and R. Munro. 1972. Equine recumbency. *Vet. Rec.* 90:83-85.
Loy, R.G. 1967. How the photoperiod affects reproductive activity in mares. *Mod. Vet. Pract.* 48(5):47-49.
Loy, R.C. and J.P. Hughes. 1966. The effects of human chorionic gonadotrophin on ovulation. length of estrus, and fertility in the mare. *Cornell Vet.* 56:41-50.
Loy, R.G., J.P. Hughes, W.P.C. Richards, and S.M. Swan. 1975. Effects of progesterone on reproductive function in mares after parturition. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23:291-295.
Loy, R.G. and S.M. Swan. 1966. Effect of exogenous progestogens on reproductive phenomena in mares. *J. Anim. Sci.* 25:821-826.
Luescher, U.A. 1993. More on self-mutilative behavior in horses. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 203:1252-1253.
McCall, C.A. 1989. The effect of body condition of horses on discrimination learning abilities. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 22:327-334.
McCall, C.A. 1990. A review of learning behavior in horses and its application in horse training. *J. Anim. Sci.* 68:75-81.
McCall, C.A. 1991. Utilizing taped stallion vocalizations as a practical aid in estrus detection in mares. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 28:305-310.
McCall, C.A., G.D. Potter, T.H. Friend, and R.S. Ingram. 1981. Learning abilities in yearling horses using the Hebb-Williams closed field maze. *J. Anim. Sci.* 53:928-933.



McCall, C.A., G.D. Potter, and J.L. Kreider. 1985. Locomotor, vocal and other behavioral responses to varying methods of weaning foals. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 14:27-35.
McCall, C.A., M.A. Salters, and S.M. Simpson. 1993. Relationship between number of conditioning trials per training session and avoidance learning in horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 36:291-299.
McCann, J.S., J.C. Heird, R.W. Bell, and L.O. Lutherer. 1988a. Normal and more highly reactive horses. I. Heart rate, respiration rate and behavioural observations. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 19:201-214.
McCann, J.S., J.C. Heird, R.W. Bell, and L.O. Lutherer. 1988b. Normal and more highly reactive horses. II. The effect of handling and reserpine on the cardiac response to stimuli. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 19:215-226.
McClure, S.R., M.K. Chaffin, and B.V. Beaver. 1992. Nonpharmacologic management of stereotypic self-mutilative behavior in a stallion. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 200:1975-1977.
McDonnell, S. 1986. Reproductive behavior of the stallion. *Vet. Clin. No. Amer.: Equine Pract.* 2:535-556.
McDonnell, S.M. 1993. More on self-mutilative behavior in horses. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 202:1545-1546.
McDonnell, S.M. 2000. Reproductive behavior of stallions and mares: Comparison of free-running and domestic in-hand breeding. *Anim. Repro. Sci.* 60:211-219.
McDonnell, S.M., N.K. Diehl, M.C. Garcia, and R.M. Kenney. 1989. Gonadotropin releasing hormone (GnRH) affects precopulatory behavior in testosterone-treated geldings. *Physiol. Behav.* 45:145-149.
McDonnell, S.M., D.A. Freeman, N.F. Cymbaluk, H.C. Schott II, K. Hinchcliff, and B. Kyle. 1999. Behavior of stabled horses provided continuous or intermittent access to drinking water. *Amer. J. Vet. Res.* 60:1451-1455.
McDonnell, S.M., M.C. Garcia, R.M. Kenney, and K.N. Van Arsdalen. 1987. Imipramine-induced erection, masturbation, and ejaculation in male horses. *Pharmacol. Biochem. Behav.* 27:187-191.
McDonnell, S.M. and J.C.S. Haviland. 1995. Agonistic ethogram of the equid bachelor band. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 43:147-188.
McDonnell, S.M., M. Henry, and F. Bristol. 1991. Spontaneous erection and masturbation in equids. Pages 664-665 in J. Wade, P.D. Rossdale, W.R. Allen, and I.W. Rowlands, eds. Equine reproduction V: Proceedings of the Fifth International Symposium on Equine Reproduction. *J. Reprod. Fert. Suppl.* 44.
McDonnell, S.M. and C.C. Love. 1990. Manual stimulation collection of semen from stallions: Training time, sexual behavior and semen. *Theriogenology* 33:1201-1210.
McDonnell, S.M., R.M. Kenney, P.E. Meckley, and M.C. Garcia. 1985. Conditioned suppression of sexual behavior in stallions and reversal with diazepam. *Physiol. Behav.* 34:951-956.
McDonnell, S.M., R.M. Kenney, P.E. Meckley, and M.C. Garcia. 1986. Novel environment suppression of stallion sexual behavior and effects of diazepam. *Physiol. Behav.* 37:503-505.
MacFadden, B.J. 1992. *Fossil horses: Systematics, paleobiology, and evolution of the family Equidae.* Cambridge University Press, Cambridge. 369 p.
MacFadden, B.J. 1998. Equidae. Pages 537-559 in C.M. Janis, K.M. Scott, and L.L. Jacobs, eds. *Evolution of Tertiary mammals of North America.* Cambridge University Press, Cambridge.
MacFadden, B.J., N. Solounias, and T.E. Cerling. 1999. Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida. *Science* 283:824-827.

McGorum, B.C. and P.M. Dixon. 1990. Vasomotor rhinitis with headshaking in a pony. *Equine Vet. J.* 22:220-222.
McGreevy, P.D., N.P. French, and C.J. Nicol. 1995a. The prevalence of abnormal behaviours in dressage, eventing and endurance horses in relation to stabling. *Vet. Rec.* 137:36-37.
McGreevy, P.D., J.D. Richardson, C.J. Nicol, and J.G. Lane. 1995b. Radiographic and endoscopic study of horses performing an oral based stereotypy. *Equine Vet. J.* 27:92-95.
Mackenzie, S.A. and E. Thiboutot. 1997. Stimulus reactivity tests for the domestic horse *(Equus caballus). Equine Practice* 19:21-22.
McPheeters, G.M., Jr. 1973. Dominance hierarchies in horses for the behaviors of drinking, grazing, and resting. Graduate Research Paper, Southern Illinois University, Carbondale. 37 p.
Macuda, T. and B. Timney. 1999. Luminance and chromatic discrimination in the horse *(Equus caballus). Behav. Processes* 44:301-307.
Maday, S. von. 1912. *Psychologie des Pferdes und der Dressur.* P. Parey Verlag, Berlin. 349 p.
Mader, D.R. and E.O. Price. 1980. Discrimination learning in horses: Effects of breed, age and social dominance. *J. Anim. Sci.* 50:962-965.
Madigan, J.E., G. Kortz, C. Murphy, and L. Rodger. 1995. Photic headshaking in the horse: 7 cases. *Equine Vet. J.* 27:306-311.
Magne de la Croix, P. 1936. The evolution of locomotion in mammals. *J. Mammal.* 17:51-54.
Mair, T., S. Love, J. Schumacher, and E. Watson, eds. 1998. *Equine medicine, surgery and reproduction.* W.B. Saunders, Philadelphia. 498 p.
Mal, M.E., T.H. Friend, D.C. Lay, S.G. Vogelsang, and O.C. Jenkins. 1991. Behavioral responses of mares to short-term confinement and social isolation. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 31:13-24.
Mal, M.E. and C.A. McCall. 1996. The influence of handling during different ages on a halter leading training test in foals. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 50:115-120.
Mal, M.E., C.A. McCall, K.A. Cummins, and M.C. Newland. 1994. Influence of preweaning handling methods on post-weaning learning ability and manageability of foals. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 40:187-195.
Marder, D.R. and E.O. Price. 1980. Discrimination learning in horses: Effects of breed, age and social dominance. *J. Anim. Sci.* 50:962-965.
Marinier, S. 1980. Selective grazing behaviour in horses. Dissertation, University of Natal, Durban, South Africa. 235 p.
Marinier, S.L. and A.J. Alexander. 1991. Selective grazing behaviour in horses: Development of methodology and preliminary use of tests to measure individual grazing ability. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 30:203-221.
Marinier, S.L. and A.J. Alexander. 1992. Use of field observations to measure individual grazing ability in horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 33:1-10.
Marinier, S.L. and A.J. Alexander. 1994. The use of a maze in testing learning and memory in horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 39:177-182.
Marinier, S.L. and A.J. Alexander. 1995. Coprophagy as an avenue for foals of the domestic horse to learn food preferences from their dams. *J. Theoretical Biol.* 173:121-124.
Marinier, S.L., A.J. Alexander, and G.H. Waring. 1988. Flehmen behavior in the domestic horse: Discrimination of conspecific odours. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 19:227-237.
Martin-Rosset, W., M. Doreau and J. Cloix. 1978. Etude des activités d'un troupeau de poulinières de trait et de leurs poulains au pâturage. *Ann. Zootech.* 27:33-45.
Marwick, C. 1967. Towards a more «human» horse. *New Sci.* 33(529):76.
Mathes, E.W. 1993. Behavior genetics and a horse's show performance. *Psychol. Rep.* 72:530.



Matthews, R.G., R.T. Ropiha, and R.M. Butterfield. 1967. The phenomenon of foal heat in mares. *Austral. Vet. J.* 43:579-582.
Mayes, E. and P. Duncan. 1986. Temporal patterns of feeding behaviour in free-ranging horses. *Behaviour* 96:105-129.
Meredith, M., D.M. Marques, R.J. O'Connell, and F.L. Stern. 1980. Vomeronasal pump: Significance for male hamster sexual behavior. *Science* 207:1224-1226.
Miller, R. 1979. Social organization and movements of feral horses in Wyoming's Red Desert. Paper presented at Symposium on the Ecology and Behavior of Wild and Feral Equids, University of Wyoming, Laramie.
Miller, R. 1980. Band organization and stability in Red Desert feral horses. Pages 113-128 in R.H. Denniston, ed. *Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equid,* 6-8 September 1979. University of Wyoming, Laramie.
Miller, R. 1983a. Habitat use of feral horses and cattle in Wyoming's Red Desert. *J. Range Mgmt.* 36:195-199.
Miller, R. 1983b. Seasonal movements and home ranges of feral horse bands in Wyoming's Red Desert. *J. Range Mgmt.* 36:199-201.
Miller, R. and R.H. Denniston. 1979. Interband dominance in feral horses. *Z. Tierpsychol.* 51:41-47.
Miller, R.M. 1966. Psychological effects of succinylcholine chloride immobilization on the horse. *Vet. Med./Sm. Anim. Clin.* 61:941-944.
Mills, D.S., S. Eckley, and J.J. Cooper. 2000. Thoroughbred bedding preferences, associated behaviour differences and their implications for equine welfare. *Anim. Sci.* 70:95-106.
Mills, D.S. and K.J. Nankervis. 1999. *Equine behaviour: Principles and practice.* Blackwell Science, Oxford. 232 p.
Minett, F.C. 1925. The organ of Jacobson in the horse, ox, camel, and pig. *J. Anat.* 60:110-118.
Mintscheff, P. and R. Prachoff. 1960. Versuche zur Erhöhung der Befruchtungsfahigkeit der Stute durch Hungerdiät während der Brunst. *Zuchthyg. Fortpflstör. Besam. Haustiere* 4:40-48.
Miyashita, Y., S. Nakajima, and H. Imada. 1999. Panel-touch behavior of horses established by an autoshaping procedure. *Psychol. Rep.* 85:867-868.
Montgomery, G.G. 1957. Some aspects of the sociality of the domestic horse. Trans. *Kansas Acad. Sci.* 60:419-424.
Müller, W. 1942. Schreit das Pferd bei grossen Schmerzen und in Todesnot? *Z. Veterin rk.* 54:273-278.
Munaretto, K.R. 1980. Reciprocal voice recognition from auditory cues by a mare and her foal *(Equus caballus).* Unpublished Research Report, Southern Illinois University Carbondale.
Murray, M.J. and S.L. Crowell-Davis. 1985. Psychogenic colic in a horse. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 186:381-383.
Myers, R.D. and D.C. Mesker. 1960. Operant responding in a horse under several schedules of reinforcement. *J. Exper. Analyt. Behav.* 3:161-164.
Naden, J., R.P. Amann, and E.L. Squires. 1990. Testicular growth, hormone concentrations, seminal characteristics and sexual behaviour in stallions. *J. Repro. Fert.* 88:167-176.
Neely, D.P., J.P. Hughes, G.H. Stabenfeldt, and J.W. Evans. 1975. The influence of intrauterine saline infusion on luteal function and cyclical activity in the mare. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23:235-239.
Negi, G.C.S., H.C. Rikhari, J. Ram and S.P. Singh. 1993. Foraging niche characteristics of horses, sheep and goats in an alpine meadow of the Indian central Himalaya. *J. Appl. Ecol.* 30:383-394.

Newton, S.A., D.C. Kottenbelt, and P.R. Eldridge. 2000. Headshaking in horses: Possible aetiopathogenesis suggested by the results of diagnostic tests and several treatment regimes used in 20 cases. *Equine Vet. J.* 32:208-216.

Nickel, R., A. Schummer, and E. Seiferle. 1960. *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere.* P. Parey, Berlin. 4 v.

Nicolas, E. 1930. *Veterinary and comparative ophthalmology.* H. & W. Brown, London.

Nishikawa, Y. 1954. Strength of sexual desire and properties of ejaculate of horse after castration. *Bull. Nat. Inst. Agr. Sci., Japan, Ser. G.* 8:161-167.

Nishikawa, Y. 1959. *Studies on reproduction in horses.* Japan Racing Assoc., Tokyo. 340 p.

Nobbe, D.E. 1974. Instrumental conditioning of a horse using grain as a reinforcer. Unpublished Research Report, Southern Illinois University, Carbondale.

Nobbe, D.E. 1978. Delayed response in the horse. Paper presented at Animal Behavior Society Midwestern Conference, West Lafayette, Indiana.

Nobis, G. 1971. *Vom Wildpferd zum Hauspferd. Studien zur Phylogenie pleistozäner Equiden Eurasiens und das Domestikations-problem unserer Hauspferde.* Böhlau Verlag, Köln. 96 p.

Noden, P.A., W.D. Oxender, and H.D. Hafs. 1975. The cycle of oestrus, ovulation and plasma levels of hormones in the mare. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23:189-192.

Ödberg, F.O. 1969. Bijdrage tot de studie der gedragingen van het paard (E. *caballus* L.). Thesis, State University Ghent, Belgium. 165 p.

Ödberg, F.O. 1973. An interpretation of pawing by the horse *(Equus caballus* Linnaeus), displacement activity and original functions. *Säugetierk. Mitt.* 21:1-12.

Ödberg, F.O. 1978. A study of the hearing ability of horses. *Equine Vet. J.* 10:82-84.

Ödberg, F.O. and K. Francis-Smith. 1976. A study on eliminative and grazing behavior—the use of the field by captive horses. *Equine Vet. J.* 8:147-149.

Ödberg, F.O. and K. Francis-Smith. 1977. Studies on the formation of ungrazed eliminative areas in fields used by horses. *Appl. Anim. Ethol.* 3:27-34.

Okuda, Y., Y. Nagata, K. Kubo, M. Kai, and A. Tokimi. 1980. Grazing behavior and heart rate of young Thoroughbreds on pasture. *Bull. Equine Res. Inst.* 17:8-20.

Olberg, G. 1959. Der artfremde Kumpan in der Umwelt des Pferdes. *Kosmos* 56:431-436.

Olsen, F.W. and R.M. Hansen. 1977. Food relations of wild free-roaming horses to livestock and big game, Red Desert, Wyoming. *J. Range Mgmt.* 30:17-20.

Ott, E.A., J.P. Feaster, and S. Lieb. 1979. Acceptability and digestibility of dried citrus pulp by horses. *J. Anim. Sci.* 49:983-987.

Oxender, W.D., P.A. Noden, and H.D. Hafs. 1975. Oestrus, ovulation and plasma hormones after prostaglandin $F_2\alpha$ in mares. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23:251-265.

Pacheco, M.A. and E.A. Herrera. 1997. Social structure of feral horses in the llanos of Venezuela. *J. Mammal.* 78:15-22.

Pellegrini, S. 1971. Home range, territoriality, and movement patterns of wild horses in the Wassuk Range of western Nevada. Thesis, University of Nevada, Reno. 39 p.

Penick, J., Jr. 1976. *The New Madrid earthquakes of 1811-1812.* University of Missouri Press, Columbia. 181 p.

Pfaffenberger, C.J. and J.P. Scott. 1959. The relationship between delayed socialization and trainability in guide dogs. *J. Genet. Psychol.* 95:145-155.

Pfungst, O. 1907. *Das Pferd des Herrn von Osten (Der "kluge Hans"). Ein Beitrag zur experimentellen Tier- und Menschenpsychologie.* Barth, Leipzig. 193 p.

Pick, D.F., G. Lovell, S. Brown, and D. Dial. 1994. Equine color perception revisited. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 42:61-65.



Pickerel, T.M., S.L. Crowell-Davis, A.B. Caudle, and D.Q Estep. 1993. Sexual preference of mares *(Equus caballus)* for individual stallions. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 38:1-13.

Pickett, B.W. 1974. Evaluation of stallion semen. Pages 60-87 in O.R. Adams, *Lameness in horses.* 3rd edition. Lea and Febiger, Philadelphia.

Pickett, B.W., L.C. Faulkner, and T.M. Sutherland. 1970. Effect of month and stallion on seminal characteristics and sexual behavior. *J. Anim. Sci.* 31:713-728.

Pickett, B.W., L.C. Faulkner, G.E. Seidel, Jr., W.E. Berndtson, and J.L. Voss. 1976. Reproductive physiology of the stallion. Part 6. Seminal and behavioral characteristics. *J. Anim. Sci.* 43:617-625.

Pickett, B.W., J.L. Voss, and E.L. Squires. 1977. Impotence and abnormal sexual behavior in the stallion. *Theriogenology* 8:329-347. Pineda, M.H. and O.J. Ginther. 1972. Inhibition of estrus and ovulation in mares treated with an antiserum against an equine pituitary fraction. *Amer. J. Vet. Res.* 33:1775-1780.

Pisa, A. 1939. Über den binokularen Gesichtsraum bei Haustieren. *v. Graefe's Arch. Ophthal.* 140:1-54.

Podliachouk, L. and M. Kaminski. 1971. Comparative investigations of Equidae. A study of blood groups and serum proteins in a sample of *Equus przewalskii* Poliakoff. *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.* 2:239-242.

Pollitt, C.C. 1995. *Color atlas of the horse's foot.* Mosby-Wolfe, Chicago. 208 p.

Poplawski, L.J. and C.A. McCall. 1989. Developing a negative reinforcement avoidance learning test for horses. *J. Anim. Sci.* 67(Suppl. 1):95.

Popov, N.F. 1956. Features of higher nervous activity of horses. [In Russian] *Zh. v. n. Deiatel'* 6:718-725.

Potter, G.D. and B.F. Yeates. 1990. Behavioral principles of training and management. Pages 655-682 in J.W. Evans, A. Borton, H.F. Hintz, and L.D. Van Vleck, eds. *The horse.* 2nd edition. W.H. Freeman, New York.

Powell, D.M. 1999. Preliminary evaluation of porcine pellucida (PZP) immunocontraception for behavioral effects in feral horses *(Equus caballus). J. Appl. Anim. Welfare Sci.* 2:321-335.

Prahov, R. 1959. Inducing oestrus and accelerating ovulation in mares by reflex methods. [In Russian] *Nauč. Trud. naučnoizsled. Inst. Razvăd. Bol. izkustv. Osemen. selskostop. Životn.* 1:69-76. *(Anim. Breed. Abstr.* 30:157.)

Prince J.H. 1970. The eye and vision. Pages 1135-1159 in M.J. Swenson, ed. *Duke's physiology of domestic animals.* 8th edition. Cornell University Press, Ithaca, New York.

Prince, J.H., C.D. Diesem, I. Eglitis, and G.L. Ruskell. 1960. *Anatomy and histology of the eye and orbit in domestic animals.* C.C. Thomas, Springfield, Illinois. 307 p.

Pruski, W. 1963. Ein Regenerationversuch des Tarpans in Polen. *Z. Tierzucht. Züchtungsbiol.* 79:1-31.

Putman, R.J., R.M. Pratt, J.R. Ekins, and P.J. Edwards. 1987. Food and feeding behaviour of cattle and ponies in the New Forest, Hampshire. *J. Appl. Ecol.* 24:369-380.

Radinsky, L.B. 1966. The adaptive radiation of the phenacodontid condylarths and the origin of the Perissodactyla. *Evolution* 20:408-417.

Radinsky, L. 1983. Allometry and reorganization in horse skull proportions. *Science* 221:1189-1191.

Ralston, S.L. 1984. Controls of feeding in horses. *J. Anim. Sci.* 59:1354-1361.

Ralston, S.L. 1986. Feeding behavior. *Vet. Clin. No. Amer.: Equine Pract.* 2:609-621.

Ralston, S.L., G. Van den Broek, and C.A. Baile. 1979. Feed intake patterns and associated blood glucose, free fatty acid and insulin changes in ponies. *J. Anim. Sci.* 49:838-845.

Randall, R.P., W.A. Schurg, and D.C. Church. 1978. Response of horses to sweet, salty, sour and bitter solutions. *J. Anim. Sci.* 47:51—55.
Rasbech, N.O. 1975. Ejaculatory disorders of the stallion. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23:123-128.
Reed, L.C. 1980. Onset and sequential development of perinatal behaviors in American Saddlebred foals. Graduate Research Paper, Southern Illinois University, Carbondale. 46 p.
Rhine, J.B. and L.E. Rhine. 1929a. An investigation of a "mind-reading" horse. *J. Abnorm. & Soc. Psychol.* 23:449-466.
Rhine, J.B. and L.E. Rhine. 1929b. Second report on Lady, the "mind-reading" horse. *J. Abnorm. & Soc. Psychol.* 24:287-292.
Rifá, H. 1990. Social facilitation in the horse *(Equus caballus)*. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 25:167-176.
Rooney, J.R. 1971. *Clinical neurology of the horse.* KNA Press, Kennett Square, Pennsylvania. 104 p.
Rooney, J.R. 1973. Two cervical reflexes in the horse. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 162:117-118.
Rooney, J.R. 1978. The role of the neck in °. *Mod. Vet. Prac.* 59:211-213.
Rooney, J.R. 1979. Postural reflexes in foals. *Mod. Vet. Prac.* 60:392-394.
Rooney, J.R. 1981. *The mechanics of the horse.* R.E. Krieger, Huntington, New York. 92 p.
Ropiha, R.T., R.G. Matthews, R.M. Butterfield, F.P. Moss, and W.J. McFadden. 1969. The duration of pregnancy in Thoroughbred mares. *Vet. Rec.* 84:552—555.
Rose, R.J. and J.D. Wright. 1991. Principles of patient evaluation and diagnosis. Pages 51-81 in P.T. Colahan, I.G. Mayhew, A.M. Merritt, and J.N. Moore, eds. *Equine medicine and surgery.* 4th edition. American Veterinary Publications, Goleta, California.
Rossdale, P.D. 1967a. Clinical studies on the newborn Thoroughbred foal. I. Perinatal behaviour. *Brit. Vet. J.* 123:470-481.
Rossdale, P.D. 1967b. Clinical studies on the newborn Thoroughbred foal. II. Heart rate, auscultation and electrocardiogram. *Brit. Vet. J.* 123:521-532.
Rossdale, P.D. 1968a. Clinical studies on the newborn Thoroughbred foal. III. Thermal stability. *Brit. Vet. J.* 124:18-22.
Rossdale, P.D. 1968b. Perinatal behavior in the Thoroughbred horse. Pages 227-237 in M.W. Fox, ed. *Abnormal behavior of domestic animals.* C.C. Thomas, Springfield, Illinois.
Rossdale, P.D. 1969. Measurements of pulmonary ventilation in normal newborn Thoroughbred foals during the first three days of life. *Brit. Vet. J.* 125:157-162.
Rossdale, P.D. and L.W. Mahaffey. 1958. Parturition in the Thoroughbred mare with particular reference to blood deprivation in the new-born. *Vet. Rec.* 70:142-152.
Rossdale, P.D. and S.W. Ricketts. 1974. *The practice of equine stud medicine.* Bailliere Tindall, London. 421 p.
Rossdale, P.D. and R.V. Short. 1967. The time of the foaling of Thoroughbred mares. *J. Reprod. Fert.* 13:341-343.
Rubenstein, D.I. 1978. Islands and their effects on the social organization of feral horses. Paper presented at Symposium on Social Behavior on Islands, Animal Behavior Society Annual Meeting, University of Washington, Seattle.
Rubenstein, D.I. 1981. Behavioural ecology of island feral horses. *Equine Vet. J.* 13:27-34.
Rubenstein, D.I. and M.A. Hack. 1992. Horse signals: The sounds and scents of fury. *Evol. Ecol.* 6:254-260.
Rubenstein, D.I. and M.E. Hohmann. 1989. Parasites and social behavior of island feral horses. *Oikos* 55:312-320.
Rubin, L., C. Oppegard, and H.F. Hintz. 1980. The effect of varying the temporal distribution of conditioning trials on equine learning behavior. *J. Anim. Sci.* 50:1184-1187.



Ruckebusch, Y. 1970. Un problème controversé: la perte de vigilance chez le cheval et la vache au cours du sommeil. *Les Cahiers de Med. Vet.* 39:210-225.
Ruckebusch, Y. 1972. The relevance of drowsiness in the circadian cycle of farm animals. *Anim. Behav.* 20:637-643.
Ruckebusch, Y., P. Barbey, and P. Guillemot. 1970. Les états de sommeil chez le cheval *(Equus caballus)*. *C.R. Seances Soc. Biol. Filiales* 164:658-665.
Rudman, R., E. Haag, and K.A. Houpt. 1980. Avoidance, maze learning, and social dominance in ponies. Pages 99-111 in R.H. Denniston, ed. *Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids,* 6-8 September 1979. University of Wyoming, Laramie.
Rutberg, A.T. 1987. Horse-fly harassment and the social behavior of feral ponies. *Ethology* 75:145-154.
Rutberg, A.T. 1990. Inter-group transfer in Assateague pony mares. *Anim. Behav.* 40:945-952. Rutberg, A.T. and S.A. Greenberg. 1990. Dominance, aggression frequencies and modes of aggressive competition in feral pony mares. *Anim. Behav.* 40:322-331.
Rutberg, A.T. and R.R. Keiper. 1993. Proximate causes of natal dispersal in feral ponies: Some sex differences. *Anim. Behav.* 46:969-975.
Ryder, O.A. 1977. The chromosomes of a rare equine: *Equus hemionus kulan*. *ZooNooz* 50(12):15.
Ryder, O.A. 1994. Genetic studies of Przewalski's horses and their impact on conservation. Pages 75-92 in L. Boyd and K.A. Houpt, eds. *Przewalski's horses.* State University of New York Press, Albany.
Ryder, O.A., N.C. Epel and K. Benirschke. 1978. Chromosome banding studies of the Equidae. *Cytogenet. Cell Genet.* 20:323-350.
Salter, R.E. 1978. Ecology of feral horses in western Alberta. Thesis, University of Alberta, Edmonton. 233 p.
Salter, R.E. and R.J. Hudson. 1979. Feeding ecology of feral horses in western Alberta. *J. Range Mgmt.* 32:221-225.
Salter, R.E. and D.J. Pluth. 1980. Determinants of mineral lick utilization by feral horses. *Northwest Sci.* 54:109-118.
Sambraus, H.H. and K. Radtke. 1989. Zum "Weben" des Pferdes. *Deutsche Tierärztl. Wochen-schr.* 96:248-255.
Sambraus, H.H. and D. Sambraus. 1975. Prägung von Nutztieren auf Menschen. *Z. Tierpsychol.* 38:1-17.
Sappington, B.K.F., C.A. McCall, D.A. Coleman, D.L. Kuhlers, and R.S. Lishak. 1997. A preliminary study of the relationship between discrimination reversal learning and performance tasks in yearling and 2-year-old horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 53:157-166.
Schäfer, M. 1971. Das Sorraiapferd Anmerkungen zur Problematik des Speed-Ebhardt'schen Typs III. *Säugetierk. Mitt.* 19:231-249.
Schäfer, M. 1975. *Language of the horse.* Arco, New York. 187 p.
Schäfer, M. 1978. Pferd. Pages 214-248 in H.H. Sambraus, ed. *Nutztierethologie.* P. Parey, Berlin.
Schaffer, J. 1940. *Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere.* Urban und Schwarzenberg, Berlin. 464p.
Scheibe, K.-M., K. Eichhorn, B. Kalz, W.J. Streich and A. Schiebe. 1998. Water consumption and watering behavior of Przewalski horses *(Equus ferus przewalskii)* in a semi-reserve. *Zoo Biol.* 17:181-192.
Schneider, K.M. 1930. Das Flehmen. *Zool. Gart., Lpz.* 3:183-198.
Schneider, K.M. 1931. Das Flehmen. II. *Zool. Gart., Lpz.* 4:349-364.

Schneider, K.M. 1932a. Das Flehmen. III. *Zool. Gart., Lpz.* 5:200-226.

Schneider, K.M. 1932b. Das Flehmen. IV. *Zool. Gart., Lpz.* 5:287-297.

Schneider, K.M. 1934. Das Flehmen, V. Zur psychologischen Deutung. *Zool. Gart., Lpz.* 7:182-201.

Schoen, A.M.S., E.M. Banks, and S.E. Curtis. 1976. Behavior of young Shetland and Welsh ponies *(Equus caballus)*. *Biol. Behav.* 1:199-216.

Schumacher, E.M.A., J.K. Blackshaw, and K.V. Skelton. 1987. The behavioral outcome of anabolic steriod administration to female horses. *Equine Prac.* 9:11-15.

Seiferle, E. 1960. Schmerz und Angst bei Tier und Mensch. *Deutsche Tierärztl. Wochenschr.* 67:275-278, 332-334.

Sereni, J.-L. and M.-F. Bouissou. 1978. Mise en évidence des relations de dominance-subordination chez le cheval, par la méthode de compétition alimentaire par paire. *Biol. Behav.* 3:87-93.

Seunig, W. 1956. *Horsemanship.* Doubleday, Garden City, New York. 390 p.

Sharp, D.C. 1986. The effects of photoperiod on reproduction in the mare and methods of artificial control. Pages 665-669 in D.A. Morrow, ed. *Current therapy in theriogenology.* W.B. Saunders, Philadelphia.

Sharp, D.C., L. Kooistra, and O.J. Ginther. 1975. Effects of artificial light on the oestrous cycle of the mare. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23:241-246.

Sharp, D.C. and K.W. Seamans. 1980. Effect of time of day on photostimulation of the breeding season in mares. *J. Anim. Sci.* *51*(Suppl. 1):329.

Short, R.V., A.C. Chandley, R.C. Jones, and W.R. Allen. 1974. Meiosis in interspecific equine hybrids. II. The Przewalski horse/domestic horse hybrid *(Equusprzewalski* x *E. caballus)*. *Cytogenet. Cell Genet.* 13:465-478.

Siegmund, O.H, ed. 1973. *The Merck veterinary manual.* 4th edition. Merck, Rahway, New Jersey, 1600 p.

Sigurjónsdóttir, H. and A.G. Thórhallsdóttir. 2000. Dominance and grazing: A study on the Icelandic horse. Paper presented at the Animal Behavior Society Annual Meeting, More-house College, Atlanta.

Simpson, G.G. 1951. *Horses.* Oxford University Press, New York. 247 p.

Sisson, S. and J.D. Grossman. 1953. *The anatomy of the domestic animals.* W.B Saunders, Philadelphia. 972 p.

Sivak, J.G. and D.B. Allen. 1975. An evaluation of the ramp retina of the horse eye. *Vision Res.* 15:1353-1356.

Skiff, E.M. 1982. The effect of enclosure design on social interactions and daily activity patterns of the captive Asiatic wild horse *(Equusprzewalskii)*. Thesis, University of Minnesota, St. Paul. 31 p.

Skorkowski, E. 1956. Systematik und Abstammung des Pferdes. *Z. Tierzucht. Züchtungsbiol.* 68:42-74.

Skorkowski, E. 1971. Ewolucja gatunku konia. *Przegl. Zool.* 15:308-315.

Slade, L.M. 1980. Calming the panicked horse. *Stud Manager's Handbook* 16:343-353.

Smith, B.L., J.H. Jones, G.P. Carlson, and J.R. Pascoe. 1994a. Effect of body direction on heart rate in trailered horses. *Amer. J. Vet. Res.* 55:1007-1011.

Smith, B.L., J.H. Jones, G.P. Carlson, and J.R. Pascoe. 1994b. Body position and direction preferences in horses during road transport. *Equine Vet. J.* 26:374-377.

Smith, S. and L. Goldman. 1999. Color discrimination in horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 62:13-25.





Snook, C.S., S.S. Hyman, F. Del Piero, J.E. Palmer, E.N. Ostlund, B.S. Barr, A.M. Desrochers, and L.K. Reilly. 2001. West Nile virus encephalomyelitis in eight horses. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 218:1576—1579.

Soemmerring, D.W. 1818. De oculorum hominis animaliumque. Dissertation, University of Göttingen, Göttingen.

Sondaar, P.Y. 1968. The osteology of the manus of fossil and recent Equidae, with special reference to phylogeny and function. *Verh. Konink. Nederl. Acad. Wetens.* 25(1).

Sondaar, P.Y. 1969. Some remarks on horse evolution and classification. *Z. Säugetierk.* 34:307—311.

Spector, W.S. ed. 1956. *Handbook of biological data.* W.B. Saunders, Philadelphia. 584 p.

Speed, J.G. and M. Etherington. 1952a. An aspect of the evolution of British horses. *Brit. Vet. J.* 108:147—153.

Speed, J.G. and M.G. Etherington. 1952b. The Exmoor Pony—and a survey of the evolution of horses in Britain. Part I. *Brit. Vet. J.* 108:329-338.

Speed, J.G. and M.G. Etherington. 1953. The Exmoor Pony—and a survey of the evolution of horses in Britain. Part II. The Celtic Pony. *Brit. Vet. J.* 109:315-320.

Squires, E.L., W.E. Berndtson, J.H. Hoyer, B.W. Pickett, and S.J.R. Wallach. 1981. Restoration of reproductive capacity of stallions after suppression with exogenous testosterone. *J. Anim. Sci.* 53:1351-1359.

Squires, E.L., J.L. Voss, J.M. Maher, and R.K. Shideler. 1985. Fertility of young mares after long-term anabolic steroid treatment. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* 186:583-587.

Stabenfeldt, G.H. and J.P. Hughes. 1977. Reproduction in horses. Pages 401-431 in H.H. Cole and P.T. Cupps, eds. *Reproduction in domestic animals.* 3rd edition. Academic Press, New York.

Stabenfeldt, G.H., J.P. Hughes, J.W. Evans, and I.I. Geschwind. 1975. Unique aspects of the reproductive cycle of the mare. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23:155-160.

Stanley, W.C. 1965. The passive person as a reinforcer in isolated beagle puppies. *Psychon. Sci.* 2:21-22.

Stanley, W.C. and O. Elliot. 1962. Differential human handling as reinforcing events and as treatments influencing later social behavior in Basenji puppies. *Psychol. Rep.* 10:775-788.

Stebbins, M.C. 1974. Social organization in free-ranging Appaloosa Horses. Thesis, Idaho State University, Pocatello. 306 p.

Steinhart, P. 1937. Der Schlaf des Pferdes. *Z. Veterinärk.* 49:145-157, 193-232.

Stevenson, S.M. 1975. The expressive movements accompanying the sound emissions of the horse. Thesis, Southern Illinois University, Carbondale. 81 p.

Stowe, H.D. 1969. Composition of a complete purified equine diet. *J. Nutr.* 98:330-334.

Studiencow, A. 1953. *Veterinary obstetrics and gynaecology.* [In Russian] Gos. Izd. Sielsk. Lit., Moscow.

Sufit, E., K.A. Houpt and M. Sweeting. 1985. Physiological stimuli of thirst and drinking patterns in ponies. *Equine Vet. J.* 17:12-16.

Sweeting, M.P., C.E. Houpt and K.A. Houpt. 1985. Social facilitation of feeding and time budgets in stabled ponies. *J. Anim. Sci.* 60:369-374.

Sweeting, M.P. and K.A. Houpt. 1987. Water consumption and time budgets of stabled pony *(Equus caballus)* geldings. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 17:1-7.

Talukdar, A.H., M.L. Calhoun, and A.W. Stinson. 1970. Sensory end organs in the upper lip of the horse. *Amer. J. Vet. Res.* 31:1751-1754.

Talukdar, A.H., M.L. Calhoun, and A.W. Stinson. 1972. Microscopic anatomy of the skin of the horse. *Amer. J. Vet. Res.* 33:2365-2390.

Taylor, E.L. 1954. Grazing behaviour and helminthic disease. *Brit. J. Anim. Behav.* 2:61-62.

Temple, J.L. 1963. Vices. Pages 787-792 in J.F. Bone et al., eds. *Equine medicine and surgery.* American Veterinary Publications, Wheaton, Illinois.

Thompson, D.L., Jr., B.W. Pickett, E.L. Squires, and T.M. Nett. 1980. Sexual behavior, seminal pH, and accessory sex gland weights in geldings administered testosterone and(or) estradiol-17ß. *J. Anim. Sci.* 51:1358-1366.

Thórhallsdóttir, A.G, H. Sigurjónsdóttir, and M. van Dierendonck. 2000. Social interactions and time budgets of Icelandic mares at the time of foaling. Paper presented at the Animal Behavior Society Annual Meeting, Morehouse College, Atlanta.

Timney, B. and K. Keil. 1992. Visual acuity in the horse. *Vision Res.* 32:2289-2293.

Timney, B. and K. Keil. 1996. Horses are sensitive to pictorial depth cues. *Perception* 25:1121-1128.

Timney, B. and K. Keil. 1999. Local and global stereopsis in the horse. *Vision Res.* 39:1861-1867.

Tischner, M. 1982. Patterns of stallion sexual behaviour in the absence of mares. *J. Repro. Fert., Suppl.* 32:65-70.

Tischner, M., E. Tomica, and J. Jezierski. 1986. Age and seasonal effects on sexual behaviour of stallions at rest. *Anim. Repro. Sci.* 12:233-237.

Tricker, R.A.R. and B.J.K. Tricker. 1967. *The science of movement.* American Elsevier, New York. 284 p.

Trotter, G.W. and W.A. Aanes. 1981. A complication of cryptorchid castration in three horses. *J. Amer. Vet. Med Assoc.* 179:246-248.

Trum, B.F. 1950. The estrous cycle of the mare. *Cornell Vet.* 40:17-23.

Trumler, E. 1959. Das "Rossigkeitsgesicht" und ähnliches Ausdrucksverhalten bei Einhufern. *Z. Tierpsychol.* 16:478-488.

Tschanz, B. 1979. Sozialverhalten beim Camarguepferd—Dokumentierverhalten bei Hengsten (Freilandaufnahmen). *Publ. Wiss. Film,* Göttingen, Sekt. Biol., Ser. 12, Nr. 12/D1284. 16 p.

Tschanz, B. 1980. Sozialverhalten beim Camarguepferd—Paarungsverhalten und Herdenstruktur (Freilandaufnahmen). *Publ. Wiss. Film.*, Göttingen, Sekt. Biol., Ser. 13, Nr. 34/D1318. 15 p.

Turner, J.W., Jr. and M.L. Morrison. 2001. Influence of predation by mountain lions on numbers and survivorship of a feral horse population. *Southwest. Natur.* 46:183-190.

Turner, J.W., Jr., A. Perkins, E. Gevers, and J.F. Kirkpatrick. 1979. Quantitative aspects of elimination behavior in feral stallions. Paper presented at Symposium on the Ecology and Behavior of Wild and Feral Equids, University of Wyoming, Laramie.

Turner, J.W., Jr., A. Perkins, and J.F. Kirkpatrick. 1981. Elimination marking behavior in feral horses. *Can. J. Zool.* 59:1561-1566.

Tyler, S.J. 1969. The behaviour and social organisation of the New Forest ponies. Dissertation, University of Cambridge, Cambridge. 188 p.

Tyler, S.J. 1972. The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Anim. Behav. Monogr.* 5:85-196.

Vandeplassche, M. 1955. Ejakulationsstörungen beim Hengst. *Fortpfl. Zuchthyg. Haustierbesam.* 5:134-137.

Vaughan, J.T. 1972. Physical restraint. Pages 690-709 in E.J. Catcott and J.F. Smithcors, eds. *Equine medicine and surgery.* 2nd edition. American Veterinary Publications, Wheaton, Illinois.



Veeckman, J. 1979. Aberrant sexual behaviour of a covering stallion and its ethological solution. *Appl. Anim. Ethol.* 5:292.

Veeckman, J. and F.O. Ödberg. 1978. Preliminary studies on the behavioural detection of oestrus in Belgian "warm-blood" mares with acoustic and tactile stimuli. *Appl. Anim. Ethol.* 4:109-118.

Vila, C., J.A. Leonard, A. Götherström, S. Marklund, K. Sandberg, K. Lidén, R.K. Wayne, and H. Ellegren. 2001. Widespread origins of domestic horse lineages. *Science* 291:474-477.

Varga, V. and K.A. Houpt. 2001. Prevalence of placentophagia in horses. *Equine Vet. J.* 33:208-210.

Visser, E.K. 2002. Horsonality: A study on the personality of the horse. Thesis, Universiteit Utrecht, Utrecht. 151 p.

Voith, V.L. 1975. Pattern discrimination, learning set formation, memory retention, spatial and visual reversal learning by the horse. Thesis, Ohio State University, Columbus. 32 p.

Voith, V.L. 1979a. Treatment of fear-induced aggression in a horse. *Mod. Vet. Prac.* 60:835-837.

Voith, V.L. 1979b. Effects of castration on mating behavior. *Mod. Vet. Prac.* 60:1040-1041.

Voith, V.L. 1986. Principles of learning. *Vet. Clin. No. Amer.: Equine Pract.* 2:485-506.

Volf, J. 1994. The studbook. Pages 61—73 in L. Boyd and K.A. Houpt, eds. *Przewalski's horse.* State University of New York Press, Albany.

Voss, J.L. and B.W. Pickett. 1975. The effect of rectal palpation on the fertility of cyclic mares. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23:285-290.

Wallach, S.J.R. 1978. Analysis of behavioral sexual receptivity of domestic horse and pony mares *(Equus caballus)* during estrus in relation to ovulation. Dissertation, Michigan State University, East Lansing. 254 p.

Walls, G.L. 1942. *The vertebrate eye and its adaptive radiation.* Cranbrook Press, Bloomfield Hills, Michigan. 785 p.

Walser, K. 1965. Über den Geburtsschmerz bei Tieren. *Berl. Münch. Tierärztl. Wochenschr.* 78:321-324.

Walton, A. 1960. Copulation and natural insemination. Chapter 8, vol. 1 in A.S. Parkes, ed. *Marshall's physiology of reproduction.* 3rd edition. Longmans, London.

Waran, N.K. and D. Cuddeford. 1995. Effects of loading and transport on the heart rate and behaviour of horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 43:71-81.

Waran, N.K., V. Robertson, D. Cuddeford, A. Kokoszko, and D.J. Marlin. 1996. Effects of transporting horses facing either forwards or backwards on their behaviour and heart rate. *Vet.* Rec. 139:7—11.

Warner, M., K. Danhof, G.H. Waring, and J. Douglas. 1995. Modeling the ethology and control of animal groups. Page 181-184 in A. Goel, ed. *Computer applications in industry and engineering: Proceedings of the ISCA 8th International Conference.* International Society for Computers and Their Applications, Raleigh, North Carolina.

Waring, G.H. 1970a. Perinatal behavior of foals *(Equus caballus).* Paper presented at American Society of Mammalogists Annual Meeting, Texas A & M University, College Station.

Waring, G.H. 1970b. Primary socialization of foals *(Equus caballus).* Paper presented at Animal Behavior Society Annual Meeting, Indiana University, Bloomington.

Waring, G.H. 1971. Sounds of the horse *(Equus caballus). Bull. Ecol. Soc. Amer.* 52:45.

Waring, G.H. 1972. Socialization and behavioral development of newborn American Saddle-bred Horses. Paper presented to Deutschen Veterinärmedizinischen Gesellschaft, Freiburg/Breisgau.

Waring, G.H. 1974. Behavioral adaptation of feeding in horses. J. Anim. Sci. 39:137.

Waring, G.H. 1978. Nursing behavior of foals *(Equus caballus)*. Paper presented at Animal Behavior Society Midwestern Conference, West Lafayette, Indiana.

Waring, G.H. 1985. Reactive distances of animals. *Amer. Vet. Soc. Anim. Behav. Newsletter* 8(2):3-4.

Waring, G.H. 2000. Reactive distances: Their utility in applied ethology. Paper presented at Animal Behavior Society Annual Meeting, Morehouse College, Atlanta.

Waring, G.H., K. Danhof, and M. Wainer. 1995. Modeling the dynamic behavior of animal social groups using fuzzy logic. Paper presented at Animal Behavior Society Annual Meeting, University of Nebraska, Lincoln.

Waring, G.H. and G.S. Dark. 1978. Expressive movements of horses *(Equus caballus)*. Paper presented at Animal Behavior Society Annual Meeting, University of Washington, Seattle.

Waring, G.H., S. Wierzbowski, and E.S.E. Hafez. 1975. The behaviour of horses. Pages 330-369 in E.S.E. Hafez, ed. *The behaviour of domestic animals*. 3rd edition. Bailliere Tindall, London.

Warnick, A.C. 1965. Reproduction and fertility in horses. Pages 103-112 in D.L. Wakeman, T.J. Cunha, and J.R. Crockett, eds. *Light horse production in Florida*. Bull. 188, Florida Department of Agriculture, Tallahassee.

Warren, J.M. and H.B. Warren. 1962. Reversal learning by horse and raccoon. *J. Genet. Psy-chol.* 100:215-220.

Watson, E.D. 1998. Reproduction. Pages 278-309 in T. Mair, S. Love, J. Schumacher, and E. Watson, eds. *Equine medicine, surgery and reproduction*. W.B. Saunders, Philadelphia.

Weeks, J.W., S.L. Crowell-Davis, A.B. Caudle, and G.L. Heusner. 2000. Aggression and social spacing in light horse *(Equus caballus)* mares and foals. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 68:319-337.

Wells, S.M. and B. von Goldschmidt-Rothschild. 1979. Social behaviour and relationships in a herd of Camargue horses. *Z. Tierpsychol.* 49:363-380.

Welsh, D.A. 1973. The life of Sable Island's wild horses. *Nature Canada* 2(2):7-14.

Welsh, D.A 1975. Population, behavioural and grazing ecology of the horses of Sable Island, Nova Scotia. Dissertation, Dalhousie University, Halifax, 403 p.

West, C.D. 1985. The relationship of the spiral turns of the cochlea and the length of the basilar membrane to the range of audible frequencies in ground dwelling mammals. *J. Acoust. Soc. Amer.* 77:1091-1101.

Wichman, H.A., C.T. Payne, O.A. Ryder, M.J. Hamilton, M. Maltbie, and R.J. Baker. 1991. Genomic distribution of heterochromatic sequences in equids: Implications to rapid chromosomal evolution. *J. Heredity* 82:369-377.

Wierzbowski, S. 1958. Ejaculatory reflexes in stallions following natural stimulation and the use of the artificial vagina. *Zesz. Probl. Postep. Nauk Roln.* 11:153-156.

Wierzbowski, S. 1959. The sexual reflexes of stallions. *Roczniki Nauk Rolniczych.* 73-B-4: 753-788.

Wilcox, S, K. Dusza, and K. Houpt. 1991. The relationship between recumbent rest and masturbation in stallions. *J. Equine Vet. Sci.* 11:1, 23-26.

Willard, J., J.C. Willard, and J.P. Baker. 1973. Dietary influence on feeding behavior in ponies. *J. Anim. Sci.* 37:227.

Willard, J.G., J.C. Willard, S.A. Wolfram, and J.P. Baker. 1977. Effect of diet on cecal pH and feeding behavior of horses. *J. Anim. Sci.* 45:87-93.

Williams, M. 1957. *Horse psychology.* Countryman Press, Woodstock, Vermont. 194 p.



Williams, M. 1974. Effect of artificial rearing on social behaviour of foals. *Equine Vet. J.* 6:17-18.

Winchester, C.F. 1943. Energy cost of standing in horses. *Science* 97:24.

Witherspoon, D.M. and R.B. Talbot. 1970. Nocturnal ovulation in the equine animal. *Vet. Rec.* 87:302-304.

Wolff, A. and M. Hausberger. 1996. Learning and memorisation of two different tasks in horses: The effects of age, sex and sire. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 46:137-143.

Wolff, A., M. Hausberger and N. Le Scolan. 1997. Experimental tests to assess emotionality in horses. *Behav. Processes* 40:209-221.

Wolski, T.R., K.A. Houpt, and R. Aronson. 1980. The role of the senses in mare-foal recognition. *Appl. Anim. Ethol.* 6:121-138.

Woods, G.L. and K.A. Houpt. 1986. An abnormal facial gesture in an estrous mare. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 16:199-202.

Wouters, L. and A. De Moor. 1979. Ultrastructure of the pigment epithelium and the photoreceptors in the retina of the horse. *Amer. J. Vet. Res.* 40:1066-1071.

Wouters, L., A. De Moor, and Y. Moens. 1980. Rod and cone components in the electroretinogram of the horse. *Zentralbl. Vet. Med., A*, 27:330-338.

Wright, J.G. 1943. Parturition in the mare. *J. Comp. Path. Therap.* 53:212-219.

Wysocki, C.J., J.L. Wellington, and G.K. Beauchamp. 1980. Access of urinary nonvolatiles to the mammalian vomeronasal organ. *Science* 207:781-782.

Yeates, B.F. 1976. Discrimination learning in horses. Thesis, Texas A & M University, College Station. 31 p.

Zeeb, K. 1958. Parungsverhalten von Primitivpferden in Freigehegen. *Säugetierk. Mitt.* 6:61-59. Zeeb, K. 1959a. Das Verhalten des Pferdes bei der Auseinandersetzung mit dem Menschen. *Säugetierk. Mitt.* 7:142-192.

Zeeb, K. 1959b. Die "Unterlegenheitsgebärde" des noch nicht ausgewachsenen Pferdes *(Equus caballus). Z. Tierpsychol.* 16:489-496.

Zeeb, K. 1963. *Equus caballus* (Equidae)—Erkundungs- und Meideverhalten. *Encyclopaedia Cinematographica*, Film No. E506. Inst. Wiss. Film, Göttingen.

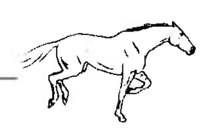
Zeeb, K. 1981. Basic behavioural needs of horses. *Appl. Anim. Ethol.* 7:391-392.

Zervanos, S.M. and R.R. Keiper. 1980. Seasonal home ranges and activity patterns of feral Assateague Island ponies. Pages 3-14 in R.H. Denniston, ed. *Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids*, 6-8 September 1979. University of Wyoming, Laramie.

Zeuner, F.E. 1963. *A history of domesticated animals*. Hutchinson, London, 560 p.

Zwolinski, J. 1966. Analysis of some phenomena connected with reproduction in mares. *Roczn. wyz. Szk. roln. Poznan.* 25:227-232. *(Anim. Breed. Abstr.* 35:391).

# Предметный указатель



Специализированное издание

**Джордж Х. Уоринг**
**Поведение лошади**
**Второе издание**

**Библиотека журнала «Дар Свободы»**

Ответственный за выпуск *А.В. Грызлова*
Перевод с англ. *Т.А. Ремизова, Ю.В. Халфина*
Редактор *С.И. Соболев*
Консультант *А.А. Шевченко*
Оформление *М.Б. Ткачёв*
Вёрстка *О.Г. Ковалёва, К.А. Чирко*
Корректор *Ю.В. Халфина*

Подписано в печать 20.09.2009 г.
Формат 60x90 1/16. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 27,75. Тираж 1000 экз. Заказ № 920

Отпечатано в ООО «Информационно-консалтинговый центр»
197183, Санкт-Петербург, ул. Сестрорецкая, 6
Тел.: (812) 430-07-16

«Материал изложен в книге в необычайно широком диапазоне, тщательно и подробно. Сопровождающие рисунки замечательны и служат отличным дополнением к тексту». *Черил Эса (Cheryl Asa) – Руководитель научно-исследовательских работ – Сент-Луисский Зоопарк*

«Текст и прекрасно выполненные иллюстрации предоставляют изобилие теоретической и прикладной информации, вследствие чего книга станет важным пополнением на книжной полке любого человека, прямо или косвенно интересующегося лошадьми». *Science -- Vol. 220 – из 1-го издания*

«Подробный общий обзор... вся книга в целом совершенно необходима для владельцев лошадей и энтузиастов-конников...» – *Джордж М. Эберхарт (George M. Eberhart) – Главный редактор – American Libraries*

## О книге

Впервые опубликованная в 1983 году, эта содержательная книга и во втором издании остается наиболее исчерпывающим и актуальным источником сведений по поведенческой биологии и приспособлению лошадей. В книге собраны результаты сотен исследований, проведенных учеными из разных стран, что предоставляет читателю обобщенный фактический материал по поведению лошадей, домашних и живущих на свободе. Опираясь на сильные стороны первого издания, автор существенно усовершенствовал материал разделов о происхождении лошадей, об их развитии, восприятии, обучении, играх, о социальном поведении, о манипуляциях, управляющих поведением, и о сексуальном поведении.

В предлагаемом втором издании больше внимания уделяется вопросам разведения и содержания животных. В дополнение к этому, во второе издание включен абсолютно новый раздел о влиянии экологии на жизнедеятельность лошадей, использование ими участков обитания, на их социальное поведение и размножение. Расширенный раздел по прикладной этологии предоставляет описание поведенческих факторов, которые необходимо учитывать при содержании лошадей, а также раскрывает сущность признаков поведения, указывающих на состояние здоровья и благополучие лошади. За ним следует приложение, в котором перечислены поведенческие симптомы и их возможные причины. В тексте содержатся многочисленные таблицы и около 100 рисунков и фотографий.

## Об авторе

Доктор **Джордж Х. Уоринг** работает преподавателем в Южно-Иллинойсском Университете (Southern Illinois University), Карбондэйл, Иллинойс. Став профессором в 1966 году, он регулярно читал курсы лекций о различных животных (включая «Поведение животных» и «Лошади») и проводил исследования по животным более двадцати видов, а также много путешествовал и читал лекции по всему миру. Работал руководителем программы научных исследований в Американском Совете по Морским Млекопитающим (U.S. Marine Mammal Commission). Область научных интересов – поведение животных, в особенности прикладная этология домашних, диких и содержащихся в неволе животных. Один из основателей Общества Изучения Поведения Животных (Animal Behavior Society), действительный член Американской Ассоциации по Развитию Науки (American Association for the Advancement of Science), пожизненный член Американской Ассоциации Маммалогов и Сигма Кси (American Society of Mammalogists plus Sigma Xi), а также член других научных обществ.

ISBN 978-5-98976-020-6